Prof. Dr. Zafer BAHÇECİ



2. Baskı

ANI yayıncılık

EVRİM

Prof. Dr. Zafer BAHÇECİ

2. Baskı

Ankara
2015

EVRİM

Prof. Dr. Zafer BAHÇECİ



Yayıncı Sertifika No	: 16003
Matbaa Sertifika No	: 13268
ISBN	: 978-605-170-055-7
Kapak Tasarımı	: Anı Yayıncılık Zafer BAHÇECİ
Mizanpaj	: Anı Yayıncılık - Kezban KILIÇOĞLU
Baskı	: Sözkesen Matbaası
Adres	: İvedik OSB 1518. Sokak Mat-Sit İş Mrk. No:2/40 Yenimahalle-ANKARA
Tel	: 0.312 395 21 10

KÜTÜPHANE BİLGİ KARTI

BAHÇECİ, Zafer
EVRİM

Anı Yayıncılık, 2. Baskı, Ankara/Türkiye
2015, xvi + 232 Sf, 16 x 24 cm
ISBN 978-605-170-055-7

Evrim, Bilim, Eğitim
1.Evrim, 2. Varyasyon, 3.Teori, 4. Bilim, 5.Populasyon, 6.Davranış, 7. Doğa

---

Anı Yayıncılık
Kızılırmak Sok. 10/A
Bakanlıklar / ANKARA
Tel : 0 312 425 81 50 pbx
Faks : 0 312 425 81 11
e-posta : aniyayincilik@aniyayincilik.com.tr
http:// www.aniyayincilik.com.tr

A harfinin evrimi






Her zaman ve her koşulda, gereksinim duyduğumda hep yanımda olan, manevi desteklerini asla esirgemeyen; ne yazık ki, daha genç sayılacak yaşta, elim bir trafik kazasında hayatını kaybeden sevgili ağabeyim merhum ***Adem BAHÇECİ'****nin unutulmaz anısına …..*

BİRİNCİ BASKININ ÖNSÖZÜ

*Bilim insanları," **Evrenin** bir zamanlar inanılmaz derecede küçük bir uzay içerisinde, olağan üstü yoğunlaşmış bir kütle halinde olduğu ve yaklaşık 14 milyar yıl önce **big bang** olarak isimlendirilen büyük patlama geçirdiği, patlama sonucu hacminin genişlediği" konusunda fikir birliği içerisindedir. Büyük patlama sırasında meydana gelen toz ve gaz bulutlarının önemli bir miktarı, tek bir kütle halinde tekrar yoğunlaşarak büyük bir basınç ve ısının meydana gelmesine yol açmıştır; bu da **termonüklear reaksiyonları** başlatmış ve ikinci yoğun kütlenin **Güneş** haline geçmesiyle sonuçlanmıştır. Geriye kalan toz ve gaz bulutu ise, güneşin çekim alanında kalarak **Gezegenler**'e dönüşmüştür ki, bu gezegenlerden biri de üzerinde yaşadığınız **Yerküre**'dir.*

*Yerkürenin/ **Dünyanın** oluşum sürecinin, günümüzden yaklaşık 4,5 milyar yıl önce, tamamlandığı hesaplanmıştır. Ancak, kıtaların bugünkü pozisyonlarını almaları, günümüzden 65 milyon yıl öce Tersiyer Devrinin başlarında tamamlanmıştır. Yerkürenin bu **Jeolojik Evrimi** sırasında atmosferin ve suyun oluşumu da gerçekleşmiştir.*

*Yerkürede "hayatın, jeolojik evriminin başlangıç evrelerindeki sürekli ve aşamalı kimyasal reaksiyonlar sonucunda meydana geldiği" fikri pek çok bilim insanının ortak görüşüdür. **Kimyasal Evrim** olarak isimlendirilen bu süreçte, günümüz canlılarının yapısında yer alan organik bileşikler, başlangıçta **abiyotik** (canlı dışında) ve anorganik maddelerden meydana gelmiştir. Kimyasal evrimi, daha sonraları **Biyolojik Evrim** izlemiştir.*

***Evrim**, kelime anlamı olarak gelişimi, değişimi ve farklılaşmayı ifade eder. Kıtasal/**tektonik** hareketler, volkanik etkinlikler ve **klimatik faktörlerin** etkisiyle yerküre sürekli bir değişim geçirdiği gibi; başta mutasyonlar olmak üzere, bu kitabın kapsamında her biri ayrıntılı şekilde incelenmiş çok sayıdaki biyolojik etken de yerküre üzerinde yaşayan canlıların sürekli bir değişim geçirmelerine neden olmaktadır.*

Gerek yerkürenin ve gerekse canlıların değişiminin çok yavaş ilerlemesi (milyonlarca/milyarca yıl sürmesi), buna karşın insan ömrünün çok kısa olması, bizim bu çeşit değişim olaylarını, doğrudan doğruya gözlememizi olanaksız kılmaktadır. Hatta değişen yeryüzü koşullarına, önceden bazı özellikleri/yapıları değişerek uyum sağlayabilmiş canlılar hayatta kalıp nesillerini devam ettirdikleri ve bizim sadece bunları görebilmemiz nedeniyle, doğanın ve canlıların değişmeden sabit kaldığı sanılır. Fakat bu bir yanılgıdır.

***Biyolojik evrim**, çeşitli hayvan ve bitki türlerinin, geçmiş jeolojik devirlerde yaşamış **ortak atasal türlerden** meydana geldiğini ve türler arasındaki farklılıkların milyonlarca/ bazen milyarlarca yıllık zaman sürecinde geçirilen değişimlerden*

kaynaklandığını ifade eder. Evrimsel görüş açısından bakılmadıkça, yeryüzünde bu kadar çok canlı türünün nasıl meydana gelmiş olduğunu, türler arası benzerliklerin ya da onları birbirlerinden ayıran farklılıkların nasıl ortaya çıktığını anlamak mümkün değildir.

Daha çok morfolojik ve anatomik benzerliklerden yola çıkarak türler arası akrabalık ilişkilerini ortaya koymaya çalışan geleneksel evrim kitaplarından farklı olarak, bu kitapta, canlılar arasındaki akrabalık ilişkilerinin ortaya konmasında, onların ***genetiksel*** *ve* ***moleküler özellikleri*** *de dikkate alınmıştır. Ayrıca, evrimin birey düzeyinde değil, popülasyon düzeyinde işleyen bir süreç olduğu da vurgulanmıştır.*

Elinizdeki bu kitap hazırlanırken öncelikle, yeni türlerin oluşumunda, popülasyondaki alel frekanslarının değişimi anlamına gelen ***mikroevrimsel değişimler*** *üzerine odaklanılmıştır. Bununla birlikte, mikroevrimin tetiklediği* ***makroevrimsel*** *(tür üstü taksonların)* ***değişimlerin*** *açıklaması da, mümkün olduğu kadarıyla genetik temellere dayandırılarak yapılmıştır. Böylece, yalnızca biyoloji bilimiyle ilgilenenlerin değil, konuya ilgi duyan ve evrim üzerine yapılan çeşitli tartışmalara, genellikle karşıt görüşler ileri sürmek suretiyle doğrudan veya dolaylı olarak katılan toplumun değişik kesimlerine, "****evrimin ne olduğu*** *ve* ***ne olmadığı****" mesajı verilmeye çalışılmıştır.*

Kitabın yazılması konusunda, gerek öğrencilerimizden ve gerekse toplumun değişik kesimlerinden gelen ısrarlı soruların yanında, hocalarımın teşviklerinin de önemli payı bulunmaktadır. Bu konuda, özellikle, Saygıdeğer Hocam ***Prof. Dr. Ali DEMİRSOY'un*** *cesaret verici sözlerinin ve Doktora Hocam Sayın* ***Prof. Dr. Ali Nihat BOZCUK'un*** *onayının benim için özel bir anlamı vardır.*

Başta bu iki değerli bilim adamına olmak üzere, metnin bilgisayar yazılımını gerçekleştiren sekreterlerimiz ***Çiğdem Güven*** *ve* ***Önder Tekinaslan'a****; ayrıca, bazı şekillerin aydınger çizimlerini büyük bir özveriyle yapan Grafiker Okt.* ***Tülin Candemir'e*** *içtenlikle teşekkür ederim.*

Göstermiş olduğumuz tüm özene karşın, kitapta bazı hataların önüne geçilememiştir. Bu tür hataların hoş görü ile karşılanması ve eleştirilerin tarafıma bildirilmesini bekler; kitabın öğrencilerimize, meslektaşlarımıza ve konuya ilgi duyan herkese yararlı olmasını dilerim.

Kırşehir, 2000.

Prof. Dr. Zafer BAHÇECİ

İKİNCİ BASKININ ÖNSÖZÜ

İkinci baskının önsözüne, birinci baskının önsözünün bittiği cümleden başlamanın, elinizdeki kitabın kapsamının anlaşılması açısından daha etkili olacağını önermek isterim.

Öncelikle, ikinci baskının içeriğinin, birinci baskının içeriğine kıyasla %65–70 oranında değiştirilmiş/yenilenmiş olduğunu belirtmekte yarar vardır; bunda, iki baskı arasıda geçen uzun süre içerisinde yayınlanmış kaynaklarda, evrimsel sürecin işlemesinde etkili olan morfolojik değişimlerle ilgili verilerin yanında, yapılan çok sayıdaki yeni çalışmadan elde edilmiş özellikle, genetiksel, moleküler ve gelişimsel bulgulara da geniş yer verilmiş olması etkili olmuştur. Bu nedenle, ***Moleküler Evrim*** *(6. Bölüm) ile* ***Gelişim ve Evrim*** *(7.Bölüm) adıyla iki yeni bölüm daha ilave edilmiştir.*

Öte yandan, Giriş Bölümü neredeyse tamamen değiştirilmiş; Darwin ve Lamarck teorilerinin yanında, Neo-Lamarckizm, Orthogenezis teorisi, Mutasyonel Teori ve Evrimsel/ Modern Sentez teorilerine de geniş yer verilmiş; evrimsel süreçte önemli yer tutması nedeniyle, ***Varyasyonlar*** *konusu ayrı bir bölüm (3. Bölüm) halinde yazılmıştır. Böylece, 1. Baskıda dokuz olan bölüm sayısı 2. baskıda on ikiye çıkmıştır. Birinci Baskıdan farklı olarak İkinci Baskı, konuların daha kolay anlaşılması düşüncesiyle çeşitli şekillerle/fotoğraflarla zenginleştirilmiştir. Konuların şekillerle desteklenmesi, özellikle doğal seleksiyon ve adaptasyon konularını içeren 4. Bölümde yapılmıştır. Bu bölümde, ayrıca, doğal seleksiyon, adaptif tasarım ve moral değerler ayrıntılı olarak tartışılmıştır.*

Önemli değişikliklerin yapıldığı diğer bir bölüm de 9. Bölümdür. Burada, canlılardaki değişim, jeolojik değişim ile ilişkilendirilerek ele alınmış ve özellikle canlıların büyük yok oluş olaylarına maruz kalması sonrasındaki farklılaşmalara geniş yer verilmiştir.

Son olarak, evrim sürecinin anlatılması ve anlaşılmasında, bana göre, kesinlikle gözden kaçırılmaması gereken birkaç noktanın vurgulanmasının, ne denli önemli olduğuna değinilecektir. Şurası asla unutulmamalıdır ki; ***"evrimsel sürecin işlemesinde bir amaç, hedef*** *veya* ***yön söz konusu değildir".*** *Herhangi bir canlı türünün gelecekte hangi yönde değişeceğini ve değişimin nasıl sonuçlanacağını önceden kestirmenin hiçbir bilimsel yolu bulunmamaktadır. Bu nedenle, evrimsel süreç anlatılırken* ***"niçin"*** *kelimesiyle başlayan bir soru cümlesinin kurulması bir anlam ifade etmeyeceği gibi, bu tarz bir soruya"****çünkü****" kelimesiyle başlayan bir cevap vermeye kalkışmak da yanlış olacaktır.*

*Örneğin, "****niçin*** *böceklerin antenleri vardır?" sorusunu,* ***çünkü*** *"onların birbirleri ve çevreleriyle iletişim kurmaları için antenler gereklidir" şeklinde cevaplamak yanlıştır; doğrusu " antenlerinin gelişmiş olması sayesinde böcekler birbirleriyle ve çevreleri ile iletişim kurma yeteneği kazanmış ve böylece nesillerini devam ettirmeleri açısından bir avantaj elde etmişlerdir" ifadesidir.*

*Yine, "****niçin*** *birçok böcek, balık ve bazı kertenkele türlerinde aposematik görünüş (kamuflaj/gizlenme) gelişmiştir?"sorusunu,* ***çünkü*** *" düşmanları tarafından fark*

edilip avlanma riskini azaltmaları için aposematik görünüşe sahip olmaları gereklidir" şeklinde cevaplamak da yanlıştır; doğrusu "söz konusu hayvanlar aposematik

görünüşe (kamuflaja) sahip olmaları sayesinde, düşmanları tarafından kolaylıkla görülmekten, dolayısıyla onlara yem olmaktan kurtulmuş ve nesillerini devam ettirme açısından avantaj elde etmişlerdir" ifadesidir.

Öte yandan, Temel Eğitim Programı Kapsamında okutulan Fen veTeknoloji ile Biyoloji Kitaplarında sıkça yer alan "madem ki doğal seleksiyon güçlülerin hayatta kalmasına, zayıfların elemine olmasına sebep olmaktadır; öyle ise, yıllardır insanlar karıncaları ya da bakterileri neden yok edememiştir?"sorusu, evrimsel düşünceyi saptırmak için, art niyetli kişilerin sıkça başvurdukları bir yoldur.

Oysaki doğal seleksiyon sürecinde, güçlülerin hayatta kalması ve zayıfların elemine edilmesi ilkesi, aynı besin maddeleri veya aynı yaşam ortamları için aralarında ***rekabet*** *olan canlılar için geçerlidir. Sözde, evrimsel düşünce fikrini eleştirmek ya da çürütmek amacıyla yukarıdaki ve benzeri cümleleri sarf eden ve ne yazık ki birçoğu biyolog unvanına sahip kişilere sormak gerekir: "Acaba insan ile karıncalar veya bakteriler hangi besin maddeleri için ya da hangi yaşam ortamı için rekabet etmektedirler?"*

Başka hedef saptıran ifadelere, bazı TV kanallarında yayınlanan yabancı belgesel programların Türkçe dublajının yapılması sırasında rastlanılmaktadır. Örneğin, bir belgesel programda, Avustralya'nın bir bölgesinin hayvanlar için son derece olumsuz koşullara sahip olmasına karşın, bu bölgede iri yapılı kertenkelelerin çok yaygın bulunması, söz konusu hayvanların bu koşullara ***uygun şekilde yaratılmış*** *olmalarıyla açıklanmakta; fakat yaklaşık bir dakika geçtikten sonra, bu kez, söz konusu kertenkelelerin çok yaygın olarak görülmeleri aynı bölgede* ***predatör memelilerin bulunmamasına*** *bağlanmaktadır. Ne çelişki ama…Kitabın anlaşılır bir dille yazılmasına azami özen gösterilmesine karşın; sebep - sonuç ilişkilerinin eksiksiz bir şekilde ortaya konması adına, aralarında bağlantı bulunan birkaç yan cümleciğin tek bir cümle halinde ifade edilmesi yoluna gidilmesi nedeniyle, uzun cümleler kurmaktan kaçınılamamıştır. Bu kitap, Fen-Edebiyat Fakültelerinin* ***Biyoloji ve Antropoloji Bölümleri*** *ile Eğitim Fakültelerinin* ***Fen Bilgisi ve Biyoloji Öğretmenliği Programı öğrencilerine*** *okutulan ve zorunlu dersler arasında yer alan "Evrim Dersi" müfredat programları dikkate alınarak hazırlanmıştır. Kuşkusuz Kitap, söz konusu dersi okutan öğretmenlerimize önemli bir başvuru kaynağı ve yol gösterici bir rehber olacaktır.*

Kitabın bilgisayar yazılımı sırasında karşılaşılan teknik sorunların giderilmesinde samimi yardımlarını esirgemeyen Fakültemiz Fen Bilgisi Eğitimi A.B.D.'ndan Yrd. Doç. Dr. Tezcan ***KARTAL*** *ve Okul Öncesi Eğitimi A.B.D.'ndan Yrd. Doç. Dr. Ümit* ***DEMİRAL****'a katkılarından dolay içtenlikle teşekkür ederim.*

Eleştirilerin tarafıma bildirilmesini bekler; Eserin öğrencilerimize, meslektaşlarımıza ve ilgi duyan herkese yararlı olmasını dilerim.

Kırşehir, 2015
Prof. Dr. Zafer BAHÇECİ

YAZAR HAKKINDA

Prof. Dr. Zafer BAHÇECİ



1954 yılında Şavşat'ın (Artvin) Tepeköy'ünde doğdu. 1965 yılında köyündeki İlkokulu, 1968'de Borçka Ortaokulunu, 1971'de Artvin Lisesini, 1975'te Atatürk Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümünü bitirdi.

1975-1976 yıllarında Kahramanmaraş Kız Öğretmen Okulunda Biyoloji-Jeoloji öğretmenliği yaptı. 1977'de Atatürk Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümüne Asistan oldu. "Drosophila melanogaster'in Gelişim Sürecine Bağlı Olarak Tükrükbezi Politen Kromozomlarında DNA Replikasyonu ve Gen Aktivitesinin Otoradyografik İncelenmesi" adlı tezini Hacettepe Üniversitesinde tamamlayarak 1980'de Fen Doktoru oldu. 1984-1985 yılları arasında, İskoçya Aberdeen Üniversitesi Genetik Departmanında, "Dermetes'lerde Nukleolus Organizerlerin Saptanması" konusunda araştırmacı olarak çalıştı. 1988'de Doçent oldu. 1994 yılında Gazi Üniversitesine Profesör olarak atandı.

1994-1999 yılları arasında Gazi Üniversitesi Kırşehir Eğitim Fakültesi Dekan Yardımcılığı, Fen Bilimleri Eğitimi Bölüm Başkanlığı yaptı; Fakülte ve Yönetim Kurulu Üyeliklerini ise 2006 yılına kadar sürdürdü. Ayrıca, 3 yıl süreyle Bilgisayar ve Öğretim Teknolojileri Bölüm Başkanlığı'nın yanında Fakültenin Yayın Komisyonu Başkanlığı, Araştırma Projeleri Uzmanlık Grubu Başkanlığı görevlerini yürüttü. 2000 yılında, Kırşehir Eğitim Fakültesi Dergisi'ni yayın hayatına soktu ve Editörlüğünü, başlangıcından 2009 yılına kadar aralıksız sürdürdü; yayın kurulu üyelerinin de katkılarıyla adı geçen Derginin Ülkemizdeki emsalleri arasında baştan 3. sıraya kadar yükselmesini sağladı.

2006'da kurulan Ahi Evran Üniversitesinin Üniversite Senatosu ve Yönetim Kurulu Üyeliklerinin yanında, bir süre Rektör Yardımcılığı görevinde de bulundu.

Halen herhangi bir idari görevi bulunmayan yazar, İngilizce bilmektedir. Yazarın Ulusal ve Uluslararası Bilimsel Dergilerde yayınlanmış çok sayıda makalesi ile çeşitli üniversitelerin ilgili bölümlerince okutulan yayınlanmış 4 ders kitabı daha **(Moleküler Biyoloji, Genetik, Yer Bilimi ve Genel Biyoloji)** bulunmaktadır.

İÇİNDEKİLER

5. BÖLÜM: YENİ TÜRLERİN MEYDANA GELMESİ 71

6. BÖLÜM: MOLEKÜLER EVRİM

10. BÖLÜM: FOSİL KAYITLARI VE YÜKSEK TAKSONLARIN EVRİMİ 159

11. BÖLÜM: PRİMATLARIN EVRİMİ 175

12. BÖLÜM: HAYVAN DAVRANIŞLARI 195

1. BÖLÜM

EVRİME GİRİŞ

Bilim tarihinin en ilgi çekici olaylarından biri, C. Darwin'in "yeryüzünde, geçmişte herhangi bir zamanda yaşamış ve halen yaşamakta olan canlıların ilkel bir yaşam formunun soyundan geldiklerini" ileri sürmesidir. **Evrim teorisi** olarak ifade edilen bu görüşü; "her canlı türü, sahip olduğu tüm özelliklerini kendi evrimsel süreci sonucunda kazanmıştır" görüşü izlemiştir. Evrim teorisi moleküler biyolojiden ekolojiye, genetikten taksonomiye kadar biyolojinin her alanına açıklık getiren ve biyolojik bilgileri bir araya toplayarak onlara bütüncül bir anlam kazandıran görüşün adıdır. T. Dobzhansky "eğer evrimin ışığında bakılırsa, biyolojide hiçbir şey anlamsız değildir" diyerek bu noktayı vurgulamak istemiştir.

1.1. EVRİM VE BAŞLICA EVRİM TEORİLERİ

Kelime anlamı olarak **evrim** gelişimi, değişimi ve farklılaşmayı ifade eder; dolayısıyla, evrimin temelinde değişim yatar. Gerek yerkürenin kendisi ve gerekse üzerinde yaşayan canlılar sürekli bir değişim içerisindedir. Ancak, bu değişimin çok yavaş (milyonlarca yıl) ilerlemesi nedeniyle, bizim bu süreci gözlememiz mümkün olmadığı gibi, değişen yeni çevresel koşullara kendi yapıları önceden değişerek uyum sağlamış canlıların hayatta kalıp nesillerini devam ettirmesi ve bizim bu gün sadece bunları görebilmemiz, canlıların ve doğanın durağan olduğunu sanmamıza yol açabilir; fakat bu bir yanılgıdır. Örneğin, Toros dağlarının tabakalı yapısının ve bu tabakalar arasında yalnızca denizlerde yaşayabilen canlıların **fosillerinin** bulunmasının,

"bu dağların bir zamanlar deniz dibinde birikmiş olan **sedimanların** (tortul maddelerin) tektonik levha hareketleri sonucu yükselerek bu günkü seviyelerine ulaşmış olduğu anlamına geldiğine" itiraz etmek mümkün müdür? Yine, günümüzden 245 milyon yıl öncesinden başlayıp 65 milyon yıl öncesine kadar yaşamış ve daha sonra nesilleri tamamen ortadan kalkmış, günümüzde ise yalnızca fosillerine rastlanılan **Dinozorların** varlığını – insanoğlu onları canlı olarak hiç görmediği halde - inkâr etmek doğru bir yaklaşım olabilir mi? Anlaşılacağı üzere, bu tür gözlemler, doğanın ve canlıların sürekli bir değişim içerisinde olduğunun kanıtlarıdır.

Biyolojik anlamıyla **evrim**, canlılığın ilk kez nasıl ortaya çıktığından ziyade, çeşitli bitki ve hayvan türlerinin geçmiş jeolojik devirlerde yaşamış **atasal türlerden** meydana geldiğini ve türler arasındaki farklılıkların milyonlarca yıllık zaman içerisinde geçirilen değişimlerden kaynaklandığını ileri süren görüştür. Evrimsel düşünce açısından bakılmadıkça, bu kadar farklı canlı türünün nasıl var olduğunu, türler arasındaki ortak benzerliklerin veya onları birbirlerinden ayıran farklılıkların nedenlerini açıklamak mümkün değildir. Fizik ve Kimya bilimleri için atom teorisi'nin anlamı ve önemi ne ise, biyolojik bilimler için de **evrim teorisi'**nin anlamı ve önemi odur.

1.1.1. Darwin'in Evrim Teorisi

Darwin, 1859 yılında yayınlamış olduğu **Türlerin Kökeni** (The Origin of Species) isimli kitabında, iki büyük tez ileri sürmüştür. Bu tezlerden birincisi "soyu tükenmiş ya da yaşayan bütün türlerin (species), birkaç orijinal hayat formunun soyundan geldiğini" ifade eder. **Ortak bir atadan** türemiş olan canlı türleri, başlangıçta birbirlerine oldukça benzerdir, fakat zamanla başka farklılıkların birikmesiyle birbirlerinden oldukça değişik özelliklere sahip olmuşlardır. Darwin'in evrimin başlangıcı hakkındaki düşünceleri, ortak ata kavramına hiç yer vermeyen Lamarck'ın düşüncelerinden oldukça farklıdır. Darwin teorisinin ikinci hipotezi, " popülâsyonda meydana gelen bir **varyasyonun** onu taşıyan birey için yarar sağlaması durumunda, söz konusu bireylerin hayat mücadelesinde daha avantajlı korunma şansını elde edeceklerini ve bu bireylerin meydana getireceği yeni nesillerin de diğer bireylere göre daha avantajlı olacağını" vurgular. Bu, en uygun olanların hayatta kalması ilkesi olup **doğal seleksiyon/doğal seçilim** olarak ifade edilmektedir. Doğal seleksiyon teorisi, değişimin varyasyonel temeli olup, organizmaların

tek tek değişime uğradıklarını ileri süren Lamarck'ın **Kazanılmış Karakterlerin Kalıtımı** teorisinden esaslı şekilde farklılık gösterir.

Darwin'in evrim teorisinin kendine özgü bazı özellikleri bulunmaktadır. Bunların başlıcaları aşağıdaki gibi özetlenebilir:

a) Darwin teorisi, öncelikle canlı türlerinin zamanla **değişim geçirdiğini** kabul eder.

b) Darwin teorisi, türlerin **ortak atalardan** farklılaşarak meydana geldiğini ve tüm hayatın büyük bir **soy ağacına** benzediğini ileri sürer.

c) Darwin teorisi canlılardaki değişimin tedrici olarak gerçekleştiğini savunur; **gradualizm** olarak isimlendirilen bu görüşe göre, birbirlerinden köklü bir şekilde farklılaşmış organizmalar arasındaki değişiklikler, **ara formlar** vasıtasıyla küçük basamaklar şeklinde ve yavaş yavaş (tedrici olarak) meydana gelmiştir. Gradualizm'in karşıtı olan **sıçramalı değişim**, büyük farklılıkların, ara formlar olmaksızın zaman zaman durarak ve zaman zaman devam ederek meydana geldiğini kabul eder.

d) Darwin teorisinin diğer bir önemli özelliği, popülasyon düzeyindeki değişimin, popülasyondaki farklı kalıtsal özelliklere sahip bireylerin oranlarının değişimiyle gerçekleştiğini kabul etmesidir Bu, yeni türlerin hem sıçramalı olarak aniden ortaya çıkması görüşüne ve hem de Lamarck'ın evrimsel değişimi bireysel dönüşümlerle açıklaması görüşüne aykırıdır.

e) Darwin'in doğal seleksiyon teorisi, farklı tip bireylerin oranlarındaki değişimin, onların hayatta kalma ve üreme kapasitelerinin farklı oluşundan kaynaklandığını ileri sürer ki, bu çeşit değişimler **adaptasyon** ile sonuçlanır. Adaptasyon, herhangi bir canlı türünün belirli bir habitatta daha uzun süre yaşamasını (hayatta kalmasını) ve daha fazla yavru verme şansını elde etmesini ifade eder.

f) Darwin, yeni kalıtsal varyetelerin sürekli olarak meydana geldiğine, dolayısıyla yaygın olarak bulunan birçok canlı türünün kendi atasından nasıl farklılaştığının önemli olmadığına inanmaktaydı. Aslında Darwin, kalıtsal varyasyonların nasıl ortaya çıktığı ve kaynaklarının neler olduğu konusunu hiçbir zaman anlayamamış ve bu durum O'nun teorisinin en zayıf yönü olmuştur. Darwin'in varyasyonların kaynağını anlayamamasının en önemli nedeni, döneminin hâkim kalıtım görüşünün (**harmanlama teorisi'**nin) yanlış olmasıdır. Harmanlama teorisi, F_1 melezlerinin

kendileşmesiyle meydana gelen F_2 neslinde ortaya çıkan ana-baba özelliklerinin yeni varyasyonlar olmadığını, söz konusu özelliklerin aslına dönmesi olduğunu kabul eder (fenotipik olarak belki, ama genotipik olarak yanlış). Dolayısıyla, harmanlama teorisine göre, varyasyonlar artmamakta, tam tersine azalmaktadır. Darwin, 1865 yılında G. Mendel'in, yayınladığı makalesinde bu problemi çözdüğünü asla öğrenememiştir. Mendel'in **kalıtım faktörleri teorisi,** kalıtımın sadece sıvıların harmanlanmasına (birbirine karışmasına) dayanmadığını, kalıtım faktörlerinin bir nesilden diğerine bağımsız olarak geçtiğini, dolayısıyla varyasyonların var olduğunu ortaya koymaktaydı. 1903 yılında **gen** olarak isimlendirilen söz konusu kalıtım faktörlerinde kalıcı değişikliklerin (**mutasyonların**) nasıl meydana geldiği ise, çok daha sonra (1900'lü yılların ilk çeyreğinde) anlaşılabilmiştir.

1.1.2. Darwin Sonrasının Evrim Teorileri

Ondokuzuncu yüz yılın sonları ve yirminci yüz yılın başlarında **paleontoloji'**nin altın çağını yaşamasını, **karşılaştırmalı morfoloji** ve **karşılaştırmalı embriyoloji'**deki gelişmeler izlemiştir. Bu dönemde, fosil kayıtları ve organizmalar arası akrabalık ilişkilerine dayalı evrim hakkında oldukça fazla bilgi toplanmış; ancak, bütün bu gelişmelere karşın, Darwin'in doğal seleksiyon yoluyla evrim teorisi konusunda görüş birliğine varılamamıştır. Türlerin Kökeni isimli kitabın yayınlanmasından altmış yıl sonra, yani 1920'li yılların başlarında, bazı bilim adamları doğal seleksiyon yoluyla evrim görüşüne itiraz etmiş ve onun yerine başka teoriler önermişlerdir. Bunların başlıcaları **Neo-Lamarcksizm, Orthogenezis** ve **Mutasyonel Teoriler'**dir.

Neo-Lamarckism, "organizmanın hayatı boyunca kazanmış olduğu modifikasyonların kalıtılması" şeklindeki eski görüşe dayanan çeşitli teorileri kapsamaktaydı. Örneğin, modifikasyonların, çevresel faktörlerin **gelişim olayı** üzerine doğrudan etkisi sonucu otaya çıktığı savunulmaktaydı. Ancak, bu tür görüşler, A. Weismann'ın yaklaşık 20 nesil boyunca, doğan yavru farelerin hepsinin kuyruklarını kesmesi ve her nesilde eşeysel olgunluğa ulaşan bu kuyruksuz fareleri çaprazlama denemeleri sırasında, 20. nesilde bile yavruların yine de kuyruklu olarak doğduklarını göstermesiyle geçerliğini kaybetmiştir.

Varyasyonların sabit (veya belirli) hedeflere yönelik olarak meydana geldiğini ileri süren **orthogenezis teorisine** göre, bir canlı türü doğal seleksiyon olmaksızın, önceden belirlenmiş (predeterminasyon) yönlere doğru evrimleşmektedir. Bazı paleontologların bu tarz

zorunlu eğilimlerin adaptif olmadığını ve hatta türün yok olmaya doğru sürüklenmesine yol açacağını belirtmeleri; ayrıca, orthogenezis taraftarlarının kendi teorileri için geçerli bir mekanizma önerememeleri nedeniyle, bu teori de geçerliliğini yitirmiştir.

Bazı genetikçilerin, tamamen farklı yeni fenotiplerin ortaya çıkmasının mutasyonlar sayesinde mümkün olduğunu ifade etmelerine dayanılarak ileri sürülen **mutasyon teorileri** taraftarları, türlerin kökenini açıklamak için doğal seleksiyonun da gerekli olmadığını savunmuşlardır. Mutasyon teorileri, Mendel'in unutulmaya terk edilmiş makalesini 1900'lü yılların başlangıcında yeniden ortaya çıkaran biyologlardan biri olan H. de Vries ile *Drosophila* genetiğinin kurucusu T. Morgan tarafından geliştirilmiştir. Döneminin etkili genetikçilerinden ve aslında kendisi de mutasyonel görüş taraftarı olan R. Goldschimidt (1940) bile, tür içi evrimsel değişimlerin yeni türlerin ortaya çıkmasından ve yüksek taksonların meydana gelmesinden sorumlu olduğunu vurgulamaktan kendini alamamıştır.

1.1.3. Evrimsel Sentez Teorisi

Yukarıda tartışılan Darwin teorisinin karşıtı görüşlerin, 1930–1940 yılları arasında genetikçilerin, sistematikçilerin ve paleontologların çalışmalarıyla geçersiz olduğu kanıtlanmıştır. Özellikle Mayr ve Provine (1980) ile Smocovitis (1996)'in çalışmaları sonucu geliştirilen **evrimsel sentez** ya da **modern sentez teorisi,** Darwin teorisinin genetik temeller üzerine oturtulmasından başka bir şey değildir. Bu teori, mutasyon ile doğal seleksiyonun bir birlerinden ayrı işlemediğini, aksine ikisinin birlikte **adaptif evrime** sebep olduğunu ifade eder. Buna göre mutasyon, doğal seleksiyona alternatif değil, onun ham materyalidir

1.2. MİKRO- VE MAKROEVRİM

Darwin, evrimin organizmanın özelliklerinde zamanla meydana gelen tedrici bir değişim olduğunu ve bu değişimin en doğru şekilde doğal seleksiyon ile açıklanabileceği görüşünü ileri sürmüştür. Doğal seleksiyon bir süreç olup bu süreçte, bir popülâsyondaki bazı bireyler diğerlerine göre daha uzun süre hayatta kalma ve daha fazla yavru verme kapasitesine sahip olurlar ki, **adaptasyon** olarak ifade edilen bu durum rasgele kazanılmış bir özellik olmayıp bireyin sahip olduğu genlerle ilişkilidir.

Evrim kelimesi, sıklıkla, dinozorlar, buz kütleleri arasında sıkışarak donmuş mamutlar gibi hayvanların fosillerini akla getirir. Nesli ortadan kalkmış ve artık günümüzde yaşamayan eski hayat formlarının izleri (taşlaşmış kalıntıları) olan **fosiller**, yeryüzünde yaşam tarihinin parçalarının bir araya getirilmesinde yararlı belgeler olarak kullanılmaktadır. Bu belgelere dayanarak, evrim, yeryüzündeki bitki ve hayvan türlerinde ortaya çıkan değişimlerin anlamını yorumlamaya çalışır; söz konusu değişimler, çok uzun bir zaman sürecinde meydana gelir ve sonuçta yeni formlar eski hayat formlarının yerini alır. Bu tür evrim, **makroevrim** olarak isimlendirilir. Makroevrim, yeni hayat formlarının gelişmesinde etkili eğilimleri kapsayan, yeni cins organizmaların yeni habitatlara girmesiyle ilgilenen ve **katastrofik olayları** (kitlesel yok oluş) dikkate alan büyük ölçekli değişimlerin adıdır. Anlaşılacağı gibi, makroevrim tür düzeyinden daha yukarı taksonların evrimini ifade etmektedir.

Birçok araştırmacıya göre makroevrim, büyük ölçekli fenotipik değişimlerin meydana gelmesinden veya yüksek taksonları birbirlerinden ayıran özelliklerin ortaya çıkarılmasından sorumludur. Makroevrim çoğunlukla **paleontolojik** ve karşılaştırmalı **filogenetik** araştırmaları kapsar; hatta, bu konuların anlaşılmasında canlı organizmalarla yürütülen genetiksel ve ekolojik süreçlerden yararlanır. Günümüz makroevrim çalışmaları, kaynak olarak fosil kayıtlarını, evrimsel değişimin filogenetik modellerini, evrimsel gelişim biyolojisini, genetiksel ve ekolojik süreçleri kullanır.

Darwin teorisi, yalnızca eski türlerden yeni türlerin meydana gelmesine değil, fakat aynı zamanda, tür içi değişimler üzerine de odaklanır. Doğal seleksiyonun etkisiyle, popülasyon tedrici olarak, her biri genetik temele dayanan **avantajlı** özelliklere sahip bireyleri kapsayacak duruma gelir. Populasyon içerisinde bu tarz bir değişim, yani populasyonun **gen havuzundaki** alel frekanslarının mutasyon, rekombinasyon ve doğal seleksiyon gibi faktörlerle tedrici değişimi, **mikroevrim** olarak isimlendirilir. Kısaca söylenecek olursa, mikroevrim, tür içerisindeki değişim sürecini ifade eder.

Doğal seleksiyon, populasyondaki mikroevrimsel değişimlerle yürütülen bir süreç olup adaptasyon ile sonuçlanır. Darwin'e göre, doğal seleksiyon tarafından sağlanan tedrici adaptasyon, tür içi evrimsel değişimlerden sorumlu olup, bu değişimlerin birikmesiyle yeni türlerin meydana gelmesi başlatılır. Daha açık bir ifadeyle, mikroevrim, makroevrimi tetikler.

1. 3. EVRİMİN ŞEKLİ

Evrim tek tek bireylerin değişimiyle değil, populasyonun alel frekanslarının değişimi yoluyla gerçekleşen bir olaydır. **Türleşme** olayının başlangıcından sonuna kadar **genetik farklılaşma** anahtar faktördür. Türleşme, uzun bir zaman periyodu içerisinde tedrici olarak gerçekleşebileceği gibi (**tedrici evrim**), birkaç generasyonluk süre içerisinde de gerçekleşebilir (**sıçramalı evrim**).

Darwin tedrici evrim görüşünü ileri sürmüş olmasına karşın, ateşli bir Darwin taraftarı olan T.H.Huxley bile, "eğer evrim yalnızca sıçramalı şekilde ilerliyorsa, evrim teorisi ancak o zaman geçerli olacaktır" demekten kendini alamamıştır. Paleontolog O. Shindewolf (1950), yüksek taksonlar arasındaki ayırıcı özelliklerin sıçramalı evrim yoluyla ve aralıklarla meydana geldiğini ve ilk kuşun (*Archaeopteryx*) bir sürüngen yumurtasından çıktığını ileri sürmüştür. Döneminin önemli genetikçilerden biri olan ve "genlerin biyokimyasal ve gelişimsel olayların hızlarını kontrol etmek suretiyle fenotip üzerine etkili olduğunu" ilk kez ifade eden R. Goldschimidt, **Evrimin Maddi Temeli** (1940) adlı eserinde, türlerin ve daha yüksek taksonların tür içi genetik varyasyonların birikmesiyle değil, tam tersine **yeni genetik sistemler/** veya **yeni biyolojik programlar** vasıtasıyla ayrı ayrı evrimsel basamaklarda meydana geldiğini ileri sürmüştür. Kromozomal materyalin büyük ölçekli değişimlerinin, oldukça farklı varlıkların oluşumuna sebep olabileceğini ifade eden R. Goldschimidt, bu şekilde meydana gelen canlıların pek çoğunun çok az bir yaşama şansına sahip olacağını fakat az bir kısmının ise yeni hayat tarzlarına adapte olabileceklerini ifade etmiştir.

Fenotipik olarak benzer olan tür grupları arasında, özellikle de takım veya sınıf gibi yüksek taksonların türleri arasında **ara formlara** rastlamak oldukça zordur; dolayısıyla, türler arasında çok sayıda belirgin kopukluklar söz konusudur. Örneğin, *Yunus balıkları* ve *Balinalar* gibi memeli deniz hayvanları ile diğer memeli hayvanlar arasında canlı bir geçiş formu yoktur. Ancak, geçiş formlarına ille de (doğru olmasa bile) bir örnek vermek gerekirse, sürüngenler ile memeliler arasında geçiş formuna örnek olarak, günümüzde halen Avustralya'da yaşamakta olan *Ornithorynchus* (Ördek-gagalı yumurtlayan memeli, platypus) verilebilir. Bu hayvanın ağzı ördekgagası gibi yassılaşmış, erişkinlerinde dişlerin yerine keratin çıkıntılar oluşmuş ve vücudu kıllarla kaplanmıştır. Her seferinde 2-3 yumurta yumurtlar ve 7-8 gün içerisinde yumurtadan çıkan yavrularını süt bezlerinden salgılanan sütüyle besleyerek büyütür (kıl ve süt yalnızca memelilere özgü karakterlerdir). Platypus'a benzer

diğer bir örnek de *Echidna* (Kirpi benzeri fakat vücudu kıllarla kaplı yumurtlayan memeli)'dır. Fosil geçiş formuna verilebilecek daha doğru bir örnek, sürüngenler ile kuşlar arasında yer alan *Archaeopteryx* (ilk fosil kuş)'tir.

Türler arası kopuklukların neden ileri geldiğini açıklamaya yönelik görüşlerden bir tanesi, "geçmiş jeolojik devirlerde yaşamış olan ara formların nesillerinin tükenmiş olmasıdır". Bununla beraber, iki filetik hattın oldukça farklı değişiklikler geçirmiş olması nedeniyle, elbette ki birbirlerinden önemli ölçüde farklılaşmış ayrı iki formun ortak atası, söz konusu formların tam ortasında yer alabilecek özelliklere sahip olmayacaktır. Yapılan DNA sekans analizleri, balinaların *Hipopotam*'lara (Su aygırları) çok daha yakın akraba olduğunu, fakat ilk memeli deniz hayvanı fosillerinin görünüş olarak su aygırlarına hemen hemen hiç benzemediğini ortaya koymuştur.

Öte yandan, yumuşak dokuların ve organların fosilleşmemesi nedeniyle, bu yapıların ortak atadan beri nasıl farklılaştıklarını izlemek de olanaksızdır. Yani, iskelet ve kabuk gibi fosilleşebilen yapılar açısından benzerliklerin gözlenemediği gruplar arasında organlar ve organ grupları bakımından benzerlikler/ geçişler olmuş olabilir.

Tedrici evrim görüşüne karşılık sıçramalı evrim, türler arası geçiş formlarının asla var olmadığını ve mutant bireylerin kendi ebeveynlerinden oldukça farklı olduklarını savunur.

1. 4. EVRİMSEL ÇALIŞMALARDA YENİ GELİŞMELER

20. yüzyılın ortalarında genetik ve moleküler biyolojideki gelişmeler, evrimle ilgili çalışmalarda önemli değişikliklere yol açmış ve **moleküler evrim** gibi tamamen yeni araştırma alanları ortaya çıkmıştır. Moleküler biyoloji genetik varyasyon, mutasyon, türlerin farklılaşması, gelişim ve hayatın filogenetik öyküsü gibi çok sayıda evrimsel konunun araştırılmasına olanak sağlayan araçlar sunmuştur.

1960'lı yılların ortalarından bu yana evrim teorisi ekoloji, hayvan davranışları ve üreme biyolojisi gibi alanları da kapsayacak şekilde genişlemiş ve ömür uzunluğu, ekolojik dağılım ile sosyal davranış gibi spesifik özelliklerin evrimini açıklayabilecek teorilerin ortaya konmasına öncülük etmiştir.

Moleküler evrimin **nötral teori**'sini geliştiren M. Kimura (1924–1994), DNA sekansları evriminin doğal seleksiyondan ziyade **genetik drift** (genetik sürüklenme) ile gerçekleştiğini ileri sürer.

1. 5. EVRİM GERÇEK Mİ YOKSA TEORİ MİDİR?

Biyologlar evrimi teori olarak ifade ederler, ancak teori kelimesini bilimsel olmayan ifadelerden tamamen farklı anlamlarda kullanırlar. **Bilimsel teori** iyi hazırlanmış, birbirleriyle bağlantılı fikirlerin ahenkli/ uyumlu birliğine, muhakemeye ve kanıta dayalı olup çeşitli gözlemleri açıklar. Başka bir değişle teori, fikirler sistemi ve ifadesi olup bir grup gerçeğin ya da fenomenin (olayın) sebebini açıklayan kavramdır. Örneğin, **atom teorisi, kuantum teorisi** ve **levha tektoniği teorisi** birbirleriyle bağlantılı görüşlerin ayrıntılı olarak incelenmesi, bazı kanıtlarla kuvvetli şekilde desteklenmesi ve birçok olayın açıklanması sonucu geliştirilmişlerdir.

Yukarıda da belirtildiği gibi, Darwin, Türlerin Kökeni (1859) isimli kitabında iki önemli hipotez (varsayım) ileri sürmüştür. Bunların biri, "yeni türlerin ortak atadan beri bazı farklılaşmalar geçirerek meydana geldikleri" hipotezi, diğeri ise "farklılaşmaların doğal seleksiyonun kalıtsal varyasyonlar üzerine etki etmesi sonucunda meydana geldiği" hipotezidir. Darwin, hipotezleri ile ilgili bol miktarda kanıt topladığı gibi paleontoloji, karşılaştırmalı anatomi, embriyoloji, genetik ve biyokimyasal çalışmalardan da yüzlerce destekleyici kanıt gelmiştir; hatta Darwin'den sonra moleküler biyolojik veriler de söz konusu hipotezleri doğrulamıştır. Böylece, "yeni organizmaların ortak atadan değişerek meydana geldiğini ifade eden birinci hipotez, uzun bir zaman süreci içerisinde **bilimsel bir gerçek** haline gelmiştir".

Darwin'in "değişimin doğal seleksiyonun kalıtsal varyasyonlar üzerine etki etmesi sonucunda meydana geldiği" şeklindeki ikinci hipotezi doğrudur; fakat kalıtsal varyasyon Darwin'in düşündüğünden çok daha karmaşık bir olay olduğu gibi, evrimin de düşünülenden çok daha fazla sebebi bulunmaktadır. Daha sonraki bölümlerde her biri ayrıntılı olarak ele alınacak olan **mutasyon, rekombinasyon, gen akışı, izolasyon, random genetik drift** ve **doğal seleksiyon** gibi çok sayıda faktör evrimde etkili olmaktadır.

Bu etkenlerin hepsi, **evrim teorisini** oluşturmaktadır. Diğer tüm bilimsel teoriler gibi, evrim teorisi de henüz her yönüyle tamamlanmış değildir.

Bütün bu ifadelere göre evrim bir gerçektir ve **evrim gerçeği** evrim teorisiyle açıklanmaktadır.

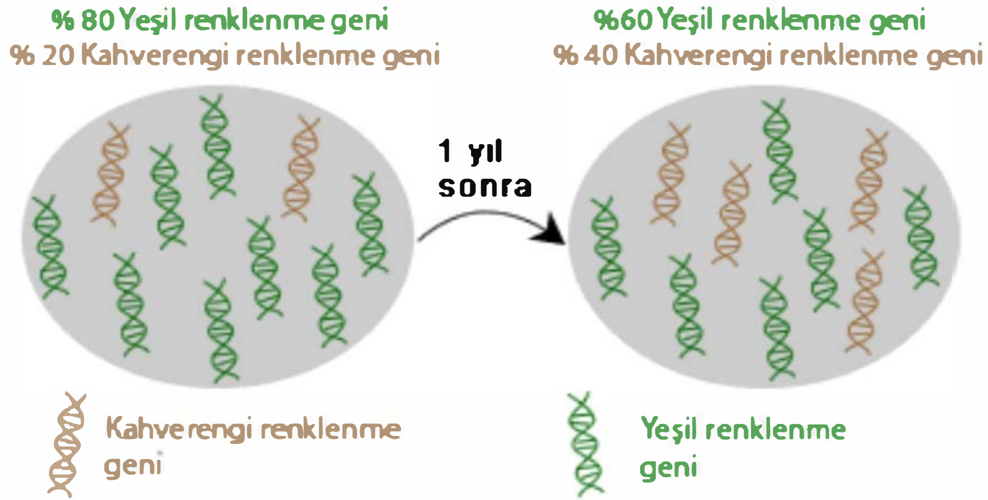
2. BÖLÜM

POPULASYONLARDA ALEL VE GENOTİP FREKANSLARININ DEĞİŞİMİ

Genetik açıdan **populasyon**, aynı tür'e ait bireylerin, belirli bir zaman içerisinde ve belirli bir yerde oluşturdukları topluluğun adıdır. Giriş Bölümünde de belirtildiği gibi, populasyonun **gen havuzu**ndaki **alel** ve buna bağlı olarak **genotip frekanslarının** tedrici değişimi **mikroevrim** olarak isimlendirilmekte; doğal seleksiyon populasyondaki mikroevrimsel değişimlerle yürütülmekte, mikroevrimsel değişimler ise eninde sonunda **makroevrimi** başlatmaktadır. Bu nedenle, populasyonun genetik yapısının ve populasyon düzeyindeki genetiksel değişimlerin öğrenilmesi, evrimsel değişimlerin kavranılması açısından büyük önem taşımaktadır.

2.1. POPULASYONUN GEN HAVUZU

Genel anlamıyla gen havuzu, bir popülasyonu oluşturan bütün bireylerin sahip oldukları genlerin toplamıdır Özel anlamıyla gen havuzu ise, herhangi bir fenotipik özelliğin meydana gelmesini sağlayan homozigot ya da heterozigot tüm genotipleri oluşturan alellerin toplamıdır (Şekil 2 – 1).



Şekil 2 – 1: Bir populasyonun yeşil ve kahverengi pigment genlerinin frekansları ve bir yıl içerisindeki değişimi (http:// evrimi anlamak.org/evrimwiki).

Bir gen havuzu içerisindeki genler/aleller gametler aracılığıyla şansa bağlı olarak hareket eder; böylece, populasyondaki bireyler gen havuzundaki genleri/alelleri farklı kombinasyonlar şeklinde alır ve kendi genotiplerini oluştururlar. 1950 yılında Dobzhansky, ortak bir gen havuzunu paylaşan, erkek ve dişi bireyleri çaprazlandığında fertil/ doğurgan yavrular meydana getiren canlı topluluğunu **Mendel Populasyonu** olarak tanımlamıştır. Bu tanıma göre, Mendel populasyonu aynı zamanda bir **tür**'dür.

2.2. ALEL VE GENOTİP FREKANSLARI

Bir populasyonun genetik yapısını anlamak için, o populasyonu oluşturan bireylerin genotiplerini tanımak ve her genotipteki birey sayısını bilmek gerekir. Bir lokusa ait farklı alellerin populasyon içerisindeki oranına, daha doğru bir ifadeyle, bir alelin gen havuzunda bulunma oranına **alel frekansı** denilir. Öte yandan, herhangi bir genotipteki birey sayısının, populasyondaki homozigot ve heterozigot genotiplere sahip toplam birey sayısına oranı da **genotip frekansı** olarak ifade edilir. İleride görüleceği üzere, populasyonda meydana gelen varyasyonlar, alel ve genotip frekansları açısından ifade edilmektedir.

2.3. KARARLI POPULASYONLAR VE HARDY-WEINBERG İLKESİ

Kararlı populasyon kavramı, ilk kez 1908 yılında, İngiliz matematikçi Hardy ve Alman hekim Weinberg tarafından geliştirilmiştir.

Hardy-Weinberg İlkesine göre; populasyon şansın allel frekanslarını değiştirmesini engelleyebilecek kadar **büyükse, mutasyon** ve **kromozomal dğişimler** olmuyorsa, populasyona başka bir populasyondan **göç yoluyla** gen akışı yoksa **çiftleşme olayları rasgele** oluyorsa ve herhangi bir genin yararına veya zararına **seleksiyon/seçilim** yoksa (yani, bütün bireyler hayatta kalma ve üreme bakımından eşit şansa sahipse), bu tür populasyonlar **kararlı/ dengeli** populasyonlardır.

Kararlı populasyon kavramından, daha doğrusu Hardy-Weinberg İlkesinden yararlanarak populasyonda **alel frekansları** hesaplanacağı gibi, homozigot ve heterozigot bireylerin **genotip frekansları** da hesaplanır.

2.3.1. Kararlı Populasyonlarda Alel ve Genotip Frekanslarının Hesaplanması

Bu konu kodominantlık, tam dominantlık, eşeye bağlı kalıtım ve multiplialellik için ayrı ayrı ele alınıp incelenecektir.

2.3.1.1.Kodominantlıkta Alel ve Genotip Frekanslarının Hesaplanması

İnsanlarda M, MN ve N kan fenotipleri kodominant alellerle kontrol edilmektedir ve bu üç ayrı fenotipin hiçbirisi herhangi bir seleksiyon değerine sahip değildir.

Beyaz ırktan 6129 kişi üzerinde, bu konu ile ilgili olarak yapılan bir araştırmanın sonuçları aşağıdaki gibi olmuştur:

Fenotip	Birey Sayısı
M	1787
MN	3039
N	1303
Toplam:	**6129**

Her bireyin herhangi bir özellik için **iki alel** bulundurması nedeniyle, M ve N alellerinin frekanslarını hesaplarken, incelenen toplam 6129 kişinin 6129 x 2 = 12258 alele sahip olduğunun gözden kaçırılmaması gerekmektedir. Buna göre, yukarıdaki örnekte **M** alelinin sayısı [(1787 + 1787) + 3039] = 6613, N alelinin sayısı [(1303 + 1303) + 3039] = 5645'tir. Bu iki alelin ayrı ayrı frekansları,

$$\text{M'nin frekansı} = \frac{[(1787 + 1787) + 3039]}{12\ 258} = 0{,}5395\ (\%53{,}95)$$

$$\text{N'nin frekansı} = \frac{[(1303 + 1303) + 3039]}{12\ 258} = 0{,}\ 4605\ (\%46{,}05)$$

olarak hesaplanır.

M ve N alellerinin bulunduğu populasyonda MM, MN, NN genotiplerine sahip bireyler bulunacaktır. M alelinin frekansı (**p**), N alelinin frekansı (**q**) ile gösterilirse; p ve q frekanslarındaki erkek ve dişi gametlerin rasgele birleşmesiyle meydana gelecek genotip kombinasyonları ve bu kombinasyonların populasyondaki frekansları,

		Dişi Gametler pM	qN
Erkek Gametler	pM	p^2MM	pqMN
	qN	pqMN	q^2NN

şeklinde olacaktır.

Bu sonuçlar, matematiksel olarak (pM + qN) (pM + qN) = p^2 MM + 2pq MN + q^2 NN şeklinde ifade edilir. Bu ifade sadece frekanslar açısından yazılırsa,

$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$ şeklini alır. Bir binom açılımı olan bu son ifadede,

p^2 = MM, q^2 = NN ve **2pq** = MN genotiplerinin frekanslarını temsil edecektir.

Her zaman için iki alelin frekansları toplamının **(p + q) = 1** olması gibi, genotip frekanslarının toplamı da, yani **p2 + 2pq +** q^2 **= 1** olacaktır ki, bu Hardy – Weinberg ilkesinin matematiksel ifadesidir.

M ve N alellerinin yukarıda hesaplanan frekansları kullanılarak populasyonda MM, MN ve NN genotiplerinin frekansları da aşağıdaki gibi hesaplanır:

Fenotipler	Genotipler	**Genotip Frekansları**	
M	MM	$p^2 = (0,5395)^2$	**= 0,2911**
MN	MN,NM	$2pq = 2[(0,5395) \times (0,4605)]$	**= 0,4968**
N	NN	$q^2 = (0, 4605)^2$	**= 0,2121**
		Toplam	**= 1.0000**

Esasında M ve N alellerinin frekanslarını, daha kısa bir yöntemle hesaplamak da mümkündür. Örneğin, NN genotipindeki bireylerin

eşit olasılıklı iki ayrı olayın aynı anda olmasını temsil etiği, yani her birinin N genotipindeki iki gametin (erkek ve dişi) birleşmesi sonucunda meydana geldiği göz önüne alınırsa,

$$q \times q = q^2 = \frac{1303}{6129}$$

$$q^2 = 0{,}2125$$

$$q = \sqrt{0{,}2125}$$

q = 0,4605 olarak bulunur.

$p + q = 1$ olduğuna göre,

$$p = 1 - 0{,}4605$$

p = 0,5395 olur.

2.3.1.2. Tam Dominantlıkta Alel ve Genotip Frekanslarının Hesaplanması

Feniltiokarbamid (PTC) çözeltisinin tadını alabilmenin otozomal dominant bir gen (T) tarafından kontrol edildiği genetik derslerinden bilinmektedir. 280 kişilik bir öğrenci populasyonuna uygulanan PTC'yi tadabilme testi, bu öğrencilerden 198'inin söz konusu maddenin tadını acı olarak algıladıklarını fakat 82'sinin herhangi bir tad almadıklarını (t) ortaya koymuştur.

Buna göre, söz konusu öğrenci populasyonunda **(T)** ve **(t)** alellerinin frekansları, **TT, Tt** ve **tt** bireylerinin genotipik frekansları ve tad alabilen homozigot dominant ve heterozigot dominant fenotipli bireylerin sayıları şu şekilde hesaplanır.

Bu tür bir problemin çözümüne, sadece bir çeşit genotipe sahip olması nedeniyle homozigot resesif bireylerin alel ve genotipik frekanslarının hesaplanmasıyla başlanır.

a) **tt** bireylerinin genotip frekansı (82/ 280) = 0,2929 (%**29,29**)'dur. Bu değer Hardy-Weinberg teoreminde q^2 terimi ile temsil edildiğine göre, t alelinin frekansı (**q**),

$q = \sqrt{q^2}$

$= \sqrt{0,2929}$

= 0,5412'dir.

T alelinin frekansı (**p**) ise, p + q = 1 eşitliğinden

p = 1- q = 1- 0,5412 = 0,4588 olarak hesaplanır.

b) Homozigot dominant bireylerin **(TT)** genotip frekansı **(p^2)**,

$p^2 = (0, 4588)^2 = 0, 2105$ (%21,05) ≈ **%21**;

Heterozigot dominant bireylerin **(Tt)** genotip frekansı **(2pq)**,

2pq = 2 [(0,4588) x (0, 5412)]

= 0,4966 (%49,66) ≈ **%50** olur.

c) p ve 2pq değerleri kullanılarak homozigot dominant ve heterozigot bireylerin sayıları ise, aşağıdaki denklemler kurularak saptanır:

(i) 100 bireyden 21 tanesi homozigot dominant olduğuna göre

280 bireyden **X** tanesi homozigot dominant olur diyerek

$$X = \frac{280 \times 21}{100} = 58,8 \approx 59,$$

(ii) 100 bireyden 50 tanesi heterozigot dominant olursa

280 bireyden **X** tanesi heterozigot olur diyerek

$$X = \frac{280 \times 50}{100} = 140 \text{ olarak bulunur.}$$

2.3.1.3. Eşeye Bağlı Kalıtımda Alel ve Genotip Frekanslarının Hesaplanması

X-kromozomunun homologu olmayan segmenti üzerinde yer alan genlere/alellere eşeye bağlı genler denildiği, Genetik derslerinden

bilinmektedir. İnsan dahil tüm memelilerin dişileri iki adet X-kromozomuna sahip oldukları için, alel ve genotip frekanslarının hesaplanmasında izlenecek yol, yukarıda açıklanan otozomal genlerin frekanslarının hesaplanması yöntemiyle aynıdır. Erkek bireyler bir tane X-kromozomuna sahip olmaları nedeniyle, bu bireylerin populasyondaki frekansı aynı zamanda taşıdıkları eşeye bağlı alelin frekansını da gösterecektir. Dolayısıyla, kararlı populasyonda eşeye bağlı bir özellik için alel frekanslarının dağılımı dişiler için $\mathbf{p^2 + 2pq + q^2 = 1}$, erkek bireyler için ise $\mathbf{p + q = 1}$ şeklinde olacaktır. Anımsanacağı gibi, eşeye bağlı özellikler açısından erkeklerde heterozigot genotip yoktur ve onlar her zaman için **hemizigot**tur.

Örneğin, insanlarda renk körlüğü eşeye bağlı resesif bir alel (**r**) ile kontrol edilmektedir ve populasyonda erkeklerin %8'i renk körüdür. Erkeklerin bu gen/alel bakımından hemizigot olmaları nedeniyle, %8'lik fenotip frekansı, aynı zamanda (**r**) alelinin frekansını da (**q**) göstermektedir. **q** = 0,08 olduğuna göre, normal görmeyi sağlayan dominant (**R**) allelinin frekansı (**p**),

$p + q = 1$'den

$p = 1 - 0,08$

$\mathbf{p = 0,92}$ olacaktır.

a) Bu populasyonda renk körü bayanların genotip frekansı (**q^2**) ise,

$q^2 = (0,08)^2$

$=$ **0, 0064** olacaktır.

b) Normal görüşlü homozigot bayanların genotip frekansı (**p^2**),

$p^2 = (0,92)^2$

$=$ **0, 8464**

c) Normal görüşlü heterozigot bayanların genotip frekansı da (**2pq**),

$2pq = 2\,[(0,92) \times (0,08)]$

$=$ **0, 1472** olacaktır.

2.3.1.4. Multipli Alellikte Alel ve Genotip Frekanslarının Hesaplanması

Bir gen lokusunda iki alel bulunduğu zaman, alel frekanslarının hesaplanması için $(p + q)^2$ binomundan yararlanıldığına göre, ikiden fazla allel bulunduğunda (multipli alellik durumu), örneğin bir lokus için üç allel söz konusu olduğunda, yukarıdaki binoma bir terim daha eklenir. Bilindiği gibi, ABO kan grubu sisteminde I^A, I^B ve I^0 olmak üzere üç alel vardır. Bu alellerin frekansları, sırasıyla, **p, q, ve r** harfleriyle gösterilirse, $(p + q)^2$ binomu, $\mathbf{(p + q + r)^2}$ binomuna dönüşür. $\mathbf{p + q + r = 1}$ olduğu gibi, $\mathbf{(p + q + r)^2}$ ifadesinin açılımı da 1 (bir)'e eşittir.

Kan gruplarıyla ilgili olarak 23787 kişi üzerinde yapılan bir tarama çalışmasının sonuçları aşağıdaki tabloda gösterilmiştir. Tablodan görüldüğü gibi, homozigot resesif genotiplerin (aynı zamanda fenotiplerin), yani 0 kan grubunun frekansı (r^2) =0,444'tür. Dolayısıyla, I^0 alelinin frekansı (r),

$$r = \sqrt{0,444}$$

= **0, 6663**'tür.

Fenotip	Birey sayısı	Frekansı
A	9943	0,418 (9943/ 23787)
B	2379	0,100 (2379/ 23787)
AB	904	0,038 (904/ 23787)
0	10561	0,444 (10561)/ 23787)
Toplam:	23787	1,00

Bu durumda, Hardy-Weinberg kuralı önce, üç alelin ikisi için uygulanabilecektir. Populasyonda A ve 0 kan gruplarının fenotipik oranları toplamının $(p + r)^2$ binomu ile temsil edildiğine ve daha açıkçası A ve 0 fenotiplerinin tamamı $p^2 + 2pr + r^2$ açılımı ile temsil edildiğine göre,

$$(p + r)^2 = 0,418 + 0,444 = 0,862$$

$$p + r = \sqrt{0,862}$$

= 0, 9284 olarak hesaplanır.

Resesif (r) alelinin frekansı daha önce r = 0,6663 olarak hesaplandığına göre, dominant (I^A) alelinin frekansı **(p),**

$$p + r = 0,9284$$

$$p = 0,9284 - r$$

$$= 0,9284 - 0,6663$$

$$= \mathbf{0,2621} \text{ olur.}$$

Son olarak, dominant (I^B) alelinin frekansı **(q)** ise,

$$p + q + r = 1$$

$$q = 1 - (p + r)$$

$$= 1 - 0,9284$$

$$= \mathbf{0,0716} \text{ olarak bulunur.}$$

Görüldüğü üzere, incelenen örnek için I^A, I^B ve I^0 alellerinin frekansları sırasıyla p = 0,2621, q = 0,0716 ve r = 0,6663'tür. Hesaplanan bu alel frekansları kullanılarak;

homozigot A grubunun (I^AI^A) genotip frekansı **p^2**,

heterozigot A grubunun (I^AI^0) genotip frekansı **2pr**,

homozigot B grubunun (I^BI^B) genotip frekansı **q^2**,

heterozigot B grubunun (I^BI^0) genotip frekansı **2qr**,

AB grubunun (I^AI^B) genotip frekansı **2pq,**

0 grubunun (I^0I^0) genotip frekansı **r^2** terimleriyle hesaplanır.

2.3.2. Populasyonlarda Alel Frekanslarının Değişimi ve Değişimin Miktarının Hesaplanması

Hardy-Weinberg ilkesinin, belirli varsayımlar/ koşullar altında geçerli olduğu daha önce belirtilmiştir. Ancak, Hardy-Weinberg ilkesinin varsayımlarının birinin, birkaçının ya da hepsinin zaman içerisinde değişmesi nedeniyle, populasyonda alel ve genotip frekansları her zaman aynı kalmaz ve değişime uğrar; bu tür değişimlere sebep olan beş önemli faktör, aynı zamanda populasyon içerisinde **genotipik ve fenotipik oranların** da değişmesine neden

olan başlıca **mikroevrimsel faktörler'**dir. Söz konusu bu faktörler aşağıda teker teker ele alınmıştır.

a) Populasyonda hesaplamaların olasılık terimleriyle yapılması nedeniyle; eğer olayların sayısı sınırlıysa gerçek sonuç tamamen **şansa bağlı** olacak ve muhtemelen beklenen sonuçtan sapma görülecektir. Bu gibi farklılıklar **random genetik drift** (şansa bağlı genetik sürüklenme) olarak isimlendirilir. Şansa bağlı genetik sürüklenme, bir anlamda, içerisinde karışık halde 50 siyah ve 50 beyaz renkli bilye bulunan bir kutudan, her defasında bir tane olmak üzere arka arkaya rasgele çekilen 10 bilyeden ne kadarının siyah ya da beyaz olma olasılığına benzer bir olaydır. Tek fark bilyelerin yerini alelerin almış olmasıdır.

İncelenen herhangi bir özelliği kontrol eden genin dominant alelinin frekansının p = 0,40 ve resesif alelinin frekansının q = 0,60 olduğu populasyondan rasgele ayrılan 50 bireyin kuracağı yeni bir populasyonda standart sapma (s),

$$s = \sqrt{(0{,}40)x(0{,}60)/2x50}$$

$$= \sqrt{0{,}24/100}$$

= **0, 049** olacaktır.

Bunun anlamı, yeni kurulan populasyonda, başka herhangi bir etken olmaksızın, yalnızca şansa bağlı olarak dominant alelin frekansının (p'nin), 0,40 ± 0,049 yani 0,351 ile 0,449 arasında olacağıdır.

Büyük bir ebeveyn populasyonundan belli sayıdaki bireylerin kuracağı yeni populasyonda, en azından başlangıçta gen frekanslarının gerek eski ve gerekse yeni populasyonlarda yaklaşık aynı olması sağlanır; ancak, eğer yeni populasyon örneğimizde olduğu gibi, yalnızca 50 bireylik bir grup ile kurulursa, yeni populasyonun bir sonraki neslinde iki populasyondaki gen frekansları şansa bağlı olarak önemli farklılıklar gösterecektir.

b) Doğal populasyonlarda **mutasyon** çok az da olsa, çeşitli etkenlerle her zaman meydana gelebilir ve eğer zararlı ise ortadan kalkar, belirli bir avantaj ya da dezavantaj sağlamıyorsa (**nötr mutasyon)** populasyonda yine de orta derecede bir frekansa ulaşabilir; eğer onu taşıyan bireye/ bireylere bir avantaj sağlıyorsa, populasyonda genel bir gen haline geçer (Şekil 2 -2).

Mutasyon, populasyonda alel frekanslarını değiştirerek doğal seleksiyon için ham/yeni materyal sağlaması nedeniyle, evrimde oldukça önemlidir. Eğer (A) alelinin belirli bir **(u)** hızıyla mutasyona uğrayarak (a) aleline dönüştüğü dikkate alınırsa, yeterli bir zaman içerisinde A alelinin tamamı (a) aleline dönüşecek ve sonunda A aleli populasyonda kaybolacaktır. Ancak, populasyonlarda mutasyonlar nadiren tek yönlüdür; yani, A → a **ileri mutasyonuna** ters yönde ve belirli bir **(v)** hızıyla a → A **geri mutasyonu** da olmaktadır. Populasyonda dominant **A** alelinin başlangıç frekansı $\mathbf{p_0}$, resesif **a** alelinin başlangıç frekansı $\mathbf{q_0}$, ileri mutasyon hızı **u** ve geri mutasyon hızı **v** ile gösterilir. Genetik materyalin yapısı ve işleyişinden dolayı genellikle **u > v'**dir.



Şekil 2–2: Bir böcek türünde yeşil renkli pigmenti oluşturan alellerden birinin mutasyonla kahverengi pigmenti oluşturan alele önüşmesi (http://evrimi anlamak.org/ evrimwiki)

Şekil 2–2'deki çaprazlamada, ebeveyn bireylerinde genlerin tamamının yeşil renkli pigment oluşturan alellerden ibaret olduğu fakat çaprazlama sonucu meydana gelen 4 yavru bireyden bir tanesinde bir adet kahverengi pigment oluşumuna sebep olan bir alel (mutant alel) bulunduğu görülmektedir. Yani, bu küçük populasyonda toplam 8 alelden 7 tanesi yeşil ve 1 tanesi de kahverengi pigment oluşturmaktadır. Bu dört yavru bireyin oluşturduğu populasyonda yeşil rengi oluşturan alel (A) ve kahverengini oluşturan mutant alel de(a)ile gösterilirse; A'nın başlangıç frekansı p_0 = 7/8 = 0,875, kahverengini oluşturan a alelinin başlangıç frekansı q_0 = 1/8 = 0,125 olarak hesaplanır. Eğer ileri mutasyon hızının **u = 3** ve geri mutasyon hızının **v = 1** olduğu varsayılırsa, **bir (1) nesil sonra;**

A → a dönüşüm hızı **(up_0)** => 3 x 0,875 = 2,625

a → A dönüşüm hızı **(vq_0)** => 1 x 0,125 = 0,125

olacaktır.

Aynı zamanda,

A'nın frekansı (p_1) = [(p_0 + vq_0) – up_0]

= [0,875 + (1 x 0,125) – (3 x 0,875)]

= [(0,875 + 0,125) – (2,625)]

= (1) – (2,625)

= (- 1,625)

a'nın frekansı (q_1) = [(q_0 + up_0) – vq_0]

= [0,125 + (3 x 0,875) – (1 x 0,125)]

= [(0,125 +2,625) – (0,125)]

= (2,750) – (0,125)

= **2,625** olacaktır.

Görüldüğü gibi bir (1) nesil sonra **p_1 + q_1** = (-1,625) + (2,625) = **1** olmaktadır.

Örneğimizde olduğu gibi, eğer başlangıçta populasyondaki A alelinin frekansı a alelinin frekansından çok büyükse, o zaman a'nın frekansındaki değişim/dönüşüm büyük olacak ve bunun sonucunda A'nın zararına a'nın değerinde bir artış olacaktır ki, bu A → a şeklinde gösterilen A'nın ileri mutasyonunu dengeleyecek bir değere ulaşacaktır. Bu denge durumu **mutasyonel denge** olarak isimlendirilir ve a aleli için mutasyonel denge frekansı (qd) = **u / (u + v)**

A aleli için mutasyonel denge frekansı **p_d = v /(u + v)** formülleriyle hesaplanır. Örneğimizde, ileri mutasyon hızını u = 3 ve geri mutasyon hızını v = 1 varsaydığımıza göre;

(a)'nın mutasyonel denge frekansı (q_d) = u/ [(u + v)]

= 3/ [(3 + 1)]

= **0,75**

(A)'nın mutasyonel denge frekansı (p_d) = v/ [(v +)]

= 1/ [(1 + 3)]

= **0,25**

olacak ve bu durumda mutasyonel denge kurulacaktır.

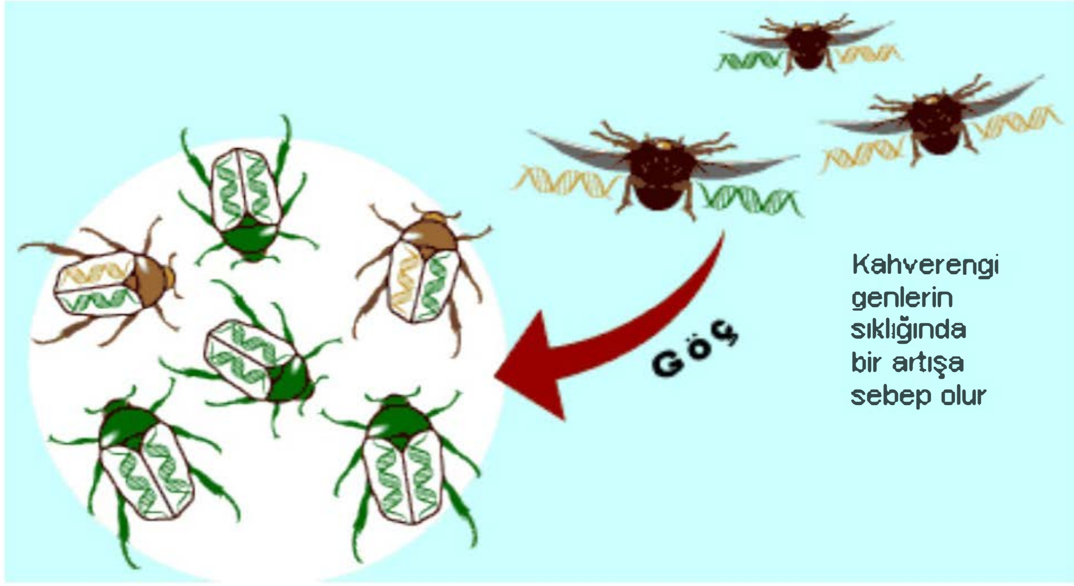
Yukarıda da değinildiği üzere, doğada mutasyonel dengeye ulaşılması çok az rastlanılan bir olaydır; çünkü bunun için binlerce nesil geçmesi gerektiği gibi, birim zamanda gerçekleşen ileri mutasyon hızı – genetik materyalin yapısı ve diğer evrimsel kuvvetlerin etkisi nedeniyle – geri mutasyon hızından daha fazladır. İleri mutasyon hızı ile geri mutasyon hızı arasındaki fark **mutasyon baskısı** olarak isimlendirilir ve bu, populasyondaki alel frekanslarında yavaş bir değişime sebep olur. Mutasyon hızında meydana gelecek bir değişiklik ya da yeni bir mutasyonla bu denge tekrar bozulur. Yani populasyonda mutasyon, allel frekansları sürekli olarak değiştirmektedir.

Öte yandan, yukarıdaki terimlere ek olarak, resesif bir alelin(**n**) nesil sonra ulaşacağı frekansa q_n denilirse, bu resesif alelin başlangıç fekansının q_0 değerinden q_n değerine çıkması için geçmesi gereken nesil sayısı (**n**),

$$n = 1 / [(u + v)] \log_e [(q_0 - q_d) / (q_n - q_d)]$$

formulü ile hesaplanabilir.

c) Populasyonlar arasında gerçekleşecek **göç (migrasyon)** nedeniyle, alıcı populasyona farklı frekanslarda (A) ve (a) alelleri taşınacaktır. Göç yoluyla gelen üreme çağındaki bireyler, alıcı populasyondaki bireylerle çaprazlanırlarsa, alıcı populasyonun alel frekansları ve buna bağlı olarak genotip frekansları da değişecektir. Populasyonlarda dışarıdan içeriye göç (**immigrasyon**) olabileceği gibi, içeriden dışarıya göç **(emmigrasyon)** de olabilir. Anlaşılacağı gibi göç, iki populasyon arasında **gen akışına** sebep olmaktadır (Şekil 2 – 3).



Şekil 2 – 3: Bir alıcı populasyona başka bir populasyondan göç yoluyla (immigrasyon) gelen yeni genler (http://evrimianlamak.org)

Şekil 2 – 3'de alıcı populasyonda yeşil rengi kontrol eden A' alelinin frekansı (**p**), göç yoluyla gelenlerde A'nın frekansı (**pm**) ile gösterilir ve her nesilde alıcı populasyona giren göçmen genlerin oranına, bir başka ifadeyle göç katsayısı (**m**) denilirse, bir nesil sonra alıcı populasyonda A alelinin değişim miktarı (**Δp),**

Δp = m (pm – p) ifadesiyle hesaplanır.

Şekil 2 – 3'deki örnek popülasyonda p'nin değerinin (10/12) = 0,83 ve p_m 'nin değerinin ise (2/6) = 0,33 olduğu görülmektedir; eğer bir sonraki nesli verecek ebeveynlerin 0,10'unun göçmenlerden oluştuğu (m = 0,10) varsayılırsa, bir nesil sonra alıcı populasyonda (A) alelinin frekansındaki değişim miktarı (**Δp**),

Δp = m (pm – p)

= 0,10 (0,33 – 0,83)

= 0,10 (- 0,5)

= - **0, 05** olur.

Dolayısıyla, bir nesil sonra (A) alelinin frekansı (**p_1**),

$p_1 = p + \Delta p$

$= 0,83 + (-0,05)$

= **0,78'** e düşer.

Buna karşılık bir nesil sonra resesif (a) allelinin frekansı **(q_1)**,

(q_1) = $1 - p_1$

$= 1 - 0,78$

= **0,22'**ye yükselmiş olur.

p = pm olduğunda, göç açısından populasyonda yeniden bir denge kurulmuş olur.

Bu hesaplamalar, migrasyona atfedilen alel frekansı değişimlerinin, alıcı ve verici popülasyonlar arasındaki alel frekansı farklılıkları ve göç miktarı ile orantılı olduğunu göstermektedir. Migrasyon katsayısının (m) geniş bir değer aralığına sahip olması nedeniyle göç, popülasyondaki alel frekanslarını değiştirebilecek bir etkiye sahiptir. Migrasyon miktarını ölçmek zor bir işlem olmakla beraber, onun miktarı genellikle hesaplanabilmektedir.

d) Populasyonlarda çiftleşme olaylarının rasgele olmayıp özellikle dişilerin çiftleşeceği erkekleri seçmesi (Şekil 2 – 4), çiftleşmenin fiziksel yeterliliği ve frekansı, fertilite, her çiftleşme sonucu meydana gelen zigotların total sayısı gibi faktörler 1: 2: 1 olarak beklenen genotipik oranlarda sapmalara yol açabilmekte; dolayısıyla, popülasyonun dengesini bozabilecek bir etki göstermektedir.

e) Başarılı döllenmeden sonra oluşan zigotlardan gelişimlerini eksiksiz tamamlayanların sayısı, genç bireylerin üreme yaşına kadar hayatta kalması, yine genç bireylerin fertil olmaması ve hatta üreme sonrası ergin bireylerin hayatta kalmasının eşit şansa sahip olmaması; yani bazılarının lehine seçilimin **(doğal seleksiyon)** olması, alel veya genotip frekanslarının bir nesilden diğerine değişmesine sebep olur. Kısaca ifade edilirse, üreme mekanizması rasgele işlememekte ve doğal seleksiyonun bir elemanı olarak iş görmektedir.

Darwin'in evrimin çalışılmasına en önemli katkısı, doğal seleksiyonu popülasyonun farklılaşmasına ve sonunda farklı türlere ayrılmasına neden olan bir mekanizma olarak tanımlamasıdır. Herhangi bir zamanda belirli bir popülasyonda, farklı genotiplere sahip bireylerin bulunacağı son derece doğaldır. Bireylerin farklı genlere sahip

olmalarından ileri gelen bu tür genetik farklılıklar (**genotipik varyasyon**) nedeniyle, bazı bireyler diğerlerine göre çevreye daha iyi uyum sağlayacak ve bu da bazı genotiplerin diğerlerine göre daha üstün bir yaşama ve üreme yeteneği/ gücü kazanmalarına sebep olacaktır (Şekil 2 – 5).





Şekil 2–4: Alttaki sönük renkli dişi sülün, çiftleşmek için üstteki göz alıcı renklere sahip olan erkek sülünü seçer. (http://evrimianlamak.org/evrimwiki)



Şekil 2 – 5: Bir böcek populasyonuna kuşların uyguladığı doğal seleksiyon. (Kaynak: http://evrimianlamak.org/evrimwiki)

Mutasyon ve göç populasyonlara yeni aleller sokar. Doğal seleksiyon ise, büyük populasyonlar içerisinde alel frekanslarını değiştiren temel etken olup evrimsel değişimde rol oynayan en önemli faktörlerden bir tanesidir. Doğal seleksiyon, genellikle resesif alellere karşı işler ve bu da **tam seleksiyon** veya **kısmi seleksiyon** şeklinde gerçekleşir.

Örneğin, domates bitkisinde mantara karşı dirençlilik **(C)** geni ile kontrol edilmekte olup **CC** ve **Cc** genotipleri dirençli, **cc** genotipi ise dirençsizdir. Ebeveyn neslinde;

C dominant allelinin frekansı (p_0) = 0,50,

c resesif allelinin frekansı (q_0) = 0,50 olduğu varsayılırsa ebeveyn genotipleri,

Homozigot dominantların frekansı p2 = $(0{,}50)^2$ = 0,25,

Heterozigot dominantların frekansı 2pq = 2 (0,50 x 0,50) = 0,50,

Homozigot resesiflerin frekansı q2 = $(0{,}50)^2$ = 0,25 olur.

Bu genotip frekanslarına sahip domates tohumları karışık olarak bir ticari sera ortamına ekilirse, seraların nemli olması nedeniyle, mantar oluşacak ve birinci nesilde cc genotipli tohumların vereceği fidanların hepsi ölecektir, açıkçası bu fidanlar çiçek açıp tohum veremeyeceklerdir. Dolayısıyla bir sonraki nesilde üreme başarısı

gösteren bireyler yalnızca **CC** ve **Cc** genotiplerindeki bitkilere indirgenecektir, yani beklenen 1: 2: 1 genotipik oran **1 : 2 : 0** şeklinde gerçekleşecektir. Bunun anlamı, resesif letal bir alele (c) karşı **tam seleksiyonun** işlemesidir. Birkaç nesil sonra, tam seleksiyon durumunda bu gibi bir alelin frekansının **(qn)** alacağı değer,

$$qn = q_0 / [1 + (n \times q_0)]$$

formülüyle hesaplanacak değer olacaktır.

Bu formülde **qn**, n nesil sonra letal alelin frekansını, q_0 ise söz konusu letal alelin başlangıç frekansını göstermektedir. $q_0 = 0{,}50$ olduğuna göre, 1 (bir) nesil sonra (c) letal allelinin frekansı **(q_1)**,

$q_1 = 0{,}50 / [1 + (1 \times 0{,}50)]$

$= 0{,}50 / (1 + 0{,}50)$

$= 0{,}50 / 1{,}50$

= **0,33** değerine inecek,

Aynı zamanda dominant (C) allelinin frekansı **(p_1)** ise

$p_1 = 1 - 0{,}33$

= **0,67** değerine yükselecektir.

Öte yandan, q değerinin q_0'dan arzu edilen **qn** değerine inmesi için geçmesi gereken nesil **(n)** sayısı ise,

$n = [(1/qn) - (1/q_0)]$ formülüyle hesaplanabilir.

Yukarıda örnekten hareket edilirse, q değerinin 0,50 (q_0)'den 0,33'e (qn) indirmek için geçmesi gereken nesil sayısı **(n)**,

n = [(1/ 0,33) – (1/ 0,50)]

= 3 -2

= **1** olur.

Homozigot **letal** veya **tam steril** (kısır) genotiplere karşı işleyen tam seleksiyon durumunda, sonraki nesli meydana getirecek ebeveynler, daha başlangıç neslinde (cc genotipleri üremeye katılamadıkları için), CC ve Cc şeklinde iki genotipe inmektedir. Ancak, letal etki ya da kısırlığın olmadığı durumlarda, homozigot resesif aleller domates örneğindekine göre çok daha yavaş elemine olacaklardır ki, bu durum **kısmi seleksiyon** olarak ifade edilmektedir.

Örneğin, belirli bir çevrede **AA** veya **Aa** genotiplerine sahip **A-fenotipli** üreme yaşındaki 100 bireyin tamamı, **aa** genotipine sahip **a-fenotipli** bireylerin ise üreme yaşındaki 100 bireyinden 80 tanesi yavru meydana getiriyor ve bu iki grup yavrunun hepsi üreme yaşına kadar hayatta kalabiliyorsa; bunun anlamı, **AA** ve **Aa** genotiplerinin bu çevredeki **uyum değerinin** %100, **aa** genotipinin **uyum değerinin** ise 80 / 100 = %80 olduğudur. Herhangi bir genotipin veya fenotipin **uyum (adaptif) değeri** (**w**) ile gösterilir. Aslında uyum değeri bir genotipin hayatta kalma (yaşama) ve çoğalmasının nispi oranıdır. Dolayısıyla, uyum değeri yüksek olan alellerin populasyondaki oranı bir nesilden diğerine artış gösterirken, uyum değeri düşük olan alellerin oranı ise nesilden nesile giderek azalır.

Belirli bir genotipin uyum değerindeki azalmanın ölçüsüne **seleksiyon baskısı** adı verilir ve (**s**) sembolü ile gösterilir. Uyum değeri ile seleksiyon baskısı arasındaki ilişki, **w = 1–s** ya da **s = 1-w** şeklindedir. Verilen örnekte **A-** genotipinin uyum değerinin w_{A-} = 1 (%100), **aa** gentipinin uyum değerinin w_{aa} = 0,80 olması nedeniyle,

A- genotipi için seleksiyon baskısı s_{A-} = 1 – 1

= **0** (sıfır),

aa genotipi için seleksiyon baskısı s_{aa} = 1 – 0,80

= **0,20** olacaktır.

Resesif aa genotipinin w_{aa} değeri bilindiği durumda, (**a**) aleline karşı işleyen seleksiyon baskısının etkisi sonucu bir (1) nesil sonra (a) alelinin alacağı frekans değeri (**q_1**), başlangıç neslinde (**a**) alelinin

frekansı (**q_0**), seleksiyon baskısı da (**s**) ile gösterilirse, **a**'alelinin frekansı,

$$q_1 = q_0 - [s \times (q_0)^2] / 1 - [s \times (q_0)^2]$$

formulü ile hesaplanır.

Resesif a alelinin başlangıç frekansının (q_0) = **0,50** ve ona karşı işleyen seleksiyon baskısının (s) = 100 – 80 = **0,20** olduğu örneğimizde, bir nesil sonra (a)'nın frekansı,

$$q_1 = 0{,}50 - [(0{,}20) \times (0{,}50)^2] / 1 - [(0{,}20) \times (0{,}50)^2]$$

$$= 0{,}50 - [(0{,}20) \times (0{,}25)] / 1- [(0{,}20) \times (0{,}25)]$$

$$= [0{,}50 - (0{,}05)] / [1- (0{,}05)]$$

$$= 0{,}45 / 0{,}95$$

= **0,4736** değerine düşer.

Aynı zamanda bir nesil sonra dominant A alelinin frekansı (**p_1**),

$$p_1 = 1 - 0{,}4736$$

= **0,5264** değerine ulaşır.

Dolayısıyla, kısmi seleksiyonun işlemesi durumunda nesil başına (a) alelinin frekansındaki değişim miktarı (**Δqs**),

$$\Delta qs = q_0 - q_1$$

$$= 0{,}50 - 0{,}4736$$

= **0,0264** (% 2,64) olacaktır.

Görüldüğü gibi, resesif bir alele karşı işleyen kısmi seleksiyon durumunda, nesil başına bu alelin frekansındaki azalma, resesif alele karşı işleyen tam seleksiyon durumundakine göre çok daha düşük olmaktadır.

Öte yandan, aa genotipinin w_{aa} değeri bilindiği durumda, (a) aleline karşı işleyen seleksiyon baskısıyla, onun frekansını q_0'dan istenilen qn değerine indirilmesi için geçmesi gereken nesil sayısı **(n);** başlangıç neslinde (a) alelinin frekansı q_0 ve seleksiyon baskısı (s) gösterilire,

n = 1/ s x [(q0 – qn)/ (q0 – qn)] + loge [q0/ qn (1 – qn) / 1 – qn)]

formülü ile hesaplanabilir.

3. BÖLÜM

VARYASYONLAR

Bir populasyonu ya da bir türü meydana getiren çok sayıdaki bireyin birçok ortak özellikleri bulunduğu gibi, onların her birinin kendine özgü anatomik, fizyolojik ve davranışsal özelikleri bulunmaktadır. Aynı populasyonu veya aynı **tür**'ü oluşturan bireylerin birbirlerinden farklı olmasını sağlayan bu gibi özelliklere **varyasyon** adı verilmektedir.

Darwin teorisinin ikinci hipotezine göre, meydana gelen herhangi bir varyasyon canlı için yarar sağlıyorsa, bu tür varyasyona sahip bireyler hayat mücadelesinde diğer bireylere kıyasla daha avantajlı korunma şansını elde etmiş olacak ve bunların meydana getireceği yeni nesiller de benzer özelliklere sahip olacaklardır. Bu, avantajlı/ uygun özelliklere sahip bireylerin hayatta kalması, avantajlı/ uygun özelliklere sahip olmayanların ise elenmesi ilkesi olup **doğal seleksiyon teorisi** olarak bilinmektedir. Bir başka ifadeyle, doğal seleksiyon teorisi, **değişimin varyasyonel teorisi**dir.

Fenotipik varyasyonların genellikle bireylerin genetik yapısında meydana gelen farklılaşmalardan kaynaklanması nedeniyle; varyasyonlar, **genetik varyasyonlar** ve **fenotipik varyasyonlar** (Şekil 3 -1) olmak üzere iki gruba ayrılarak incelenir.



Şekil 3-1: Aynı tür çiçekte renk desen varyasyonu (http:/forumalev.net/çiçek

3.1. GENETİK VARYASYONLAR

Bazı etkenler/ faktörler tarafından meydana getirilen genetik varyasyonlar, evrimin temeli olup zamanla yeni nesillere aktarılır ve aynı türün bireyleri arasında gerek genotipik ve gerekse fenotipik farklılıkların ortaya çıkmasına yol açar.

3.1.1. Genetik Varyasyon Faktörleri

Bir popülâsyonun ya da bir türün bireyleri arasındaki pek çok genetik farklılığın başlıca nedenleri **mutasyon, rekombinasyon** ve **transpozisyon** olaylarıdır

3.1.1.1. Mutasyonlar

Genetik derslerinden de bilindiği üzere; bir genin (DNA'nın) ya da kromozomun gerek yapısının ve gerekse onun kontrolünde

sentezlenen protein, enzim veya hormon gibi ürünün değişimine yol açan, nesilden nesile aktarılan kalıcı değişiklikler **mutasyon** olarak isimlendirilir. Moleküler biyolojinin gelişiminden önce mutasyonlar, fenotipik özellikler üzerine olan etkilerine göre teşhis edilmekte, tanımlanmakta ve isimlendirilmekteydi. Dolayısıyla, o dönemlerde mutasyon terimi, bir genin bir formdan/ alelden diğer bir forma/ alele değişimi anlamında kullanılmaktaydı. Moleküler biyolojinin gelişiminden sonra, özellikle **gen mutasyonu** kavramı geliştirilmiş ve bu terim, herhangi bir fenotipik etkiye sahip olup olmadığına bakılmaksızın, DNA'nın baz sekansında (dizilişinde) ortaya çıkan herhangi bir değişimi ifade etmek için kullanılmaya başlamıştır. Mutasyonlar, ancak gelecek nesillere aktarılabildikleri takdirde, yani kalıtsal olduklarında evrim açısından bir değer taşırlar.

Mutasyonlar belirli bir hızla meydana gelmekte ve bu hızı ölçmenin çeşitli yöntemleri bulunmaktadır. **Mutasyon hızı** genler arasında ve hatta bir gen içerisindeki farklı bölgeler arasında değişmekle beraber, fenotipik etkilerine dayanılarak ölçüldüğünde, bir lokus ortalama olarak her nesilde gamet başına yaklaşık 10^{-6} ile 10^{-5} oranında mutasyona uğramaktadır. Farklı türlerin DNA sekanslarının dolaylı karşılaştırılmasına dayanan baz çifti başına ortalama mutasyon hızı; prokaryotlarda replikasyon başına yaklaşık 10^{-11}, ökaryotlarda ise her eşeysel nesil başına yaklaşık 10^{-9} olarak hesaplanmıştır. İnsan genomu için mutasyon hızı ise, nesil başına yaklaşık **$4{,}8 \times 10^{-9}$ baz çifti** olarak bulunmuştur.

Mutasyon hızı evrim açısından önemlidir. Eğer yalnızca bir lokus başına düşen mutasyon hızı dikkate alınırsa, popülasyonda mutasyonların gerçekten çok az miktarda meydana geldiği sanılır ve bunun da önemli miktarda varyasyonun meydana gelmesinde yetersiz kalacağı düşünülür. Ancak, bütün genler / lokuslar açısından dikkate alındığında, mutasyon yoluyla yaratılan varyasyon miktarı hatırı sayılır bir değere ulaşır. Haploid insan genomunun **baz çifti (bp)** sayısı $3{,}2 \times 10^9$ ve nesil başına mutasyon hızı **$4{,}8 \times 10^{-9}$ bp** dikkate alınırsa, her bir zigotun yaklaşık 317 yeni mutasyon taşıyacağın anlaşılır. Eğer 317 yeni mutasyonun yalnızca **%2,5'**unun fonksiyonel olduğu varsayılsa bile, bunlardan [(317) x (2,5 / 100)] = **7,92 ≈ 8** tanesi ifade edilecektir ki, bu da fenotipik özellikleri etkileyebilecek bir değer anlamına gelmektedir.

Araştırmacılar, *Drosophila* genomunun fonksiyonel (şifre veren) kısmı için zigot başına **baz çifti değişimi sayısının** 0,14, fare genomu için 0,9 ve insan genomu için 1,6 olduğunu hesaplamışlardır. Bu

durumda, 500 000 bireyden oluşan bir insan popülasyonunda, nesil başına en azından 1,6 x 500 000 = 800 000 yeni mutasyon meydana gelecektir. Bu mutasyonların çok az bir miktarı bile, onu taşıyan canlıya avantaj sağlayan cinsten olursa, adaptasyon için gerekli olan yeni / ham materyalin miktarı binlerce, hatta milyonlarca yılda oldukça yüksek bir değere ulaşacaktır.

3.1.1.2. Rekombinasyonlar

Mayoz bölünme sırasında, homolog krormozomlar üzerindeki homolog DNA sekanslarında, iki ya da daha fazla baz çifti farklılaştığı zaman, bunlar arasında gerçekleşecek **intragenik** (gen içi) **rekombinasyon** yoluyla yeni DNA sekansları meydana gelebilir; bu, homolog iki kromozom arasında meydana gelen **krossingover**'in yeni gen kombinasyonlarını meydana getirmesine benzer bir olaydır.

Krosisingoverin ve rekombinasyonun yeni alellerin oluşumuna katkıları yoktur; ancak bunlar, var olan alellerin yeni kombinasyonlar meydan getirmesine neden olarak varyasyonların oluşmasına sebep olmaktadır.

3.1.1.3. Transpozonlar

Genom içerisinde serbestçe dolaşan bazı gen kopyaları **transpozon** olarak bilinir. Transpozonlar, genom üzerine esas olarak iki şekilde etkili olurlar:

a) DNA üzerinde herhangi bir şifreleme bölgesine (fonksiyonel gen bölgesine) girdiklerinde, çerçeve kaymasına sebep olmak suretiyle, şifrenin ribozom tarafından farklı şekilde okunmasına ve dolayısıyla sentezlenecek protein molekülünün yapısının değişmesine veya onun hasara uğramasına neden olurlar.

b) DNA üzerindeki **regülatör** (düzenleyici) ve **operatör** (işletici) **lokuslar** gibi kontrol bölgelerine ya da bu bölgelerin yakınına yerleştiklerinde gen ifadesini, transkripsiyonun zamanlamasını veya transkripsiyonun süresini etkileyerek yeni değişmelere yol açarlar.

3.2. FENOTİPİK VARYASYONLAR

Buraya kadar anlatılanlardan anlaşılacağı gibi, genetik varyasyonların çok değişik etkenleri bulunmaktadır. Doğal seleksiyon ise yalnızca fenotipte ifade edilen genetik varyasyonlar üzerinde etkili olmaktadır. Örneğin, **nötr mutasyonlar'**ın neden olduğu genetik varyasyonlar, fenotipte ifade edilmedikleri için; onların doğal seleksiyon açısından o andaki koşullarda bir önemi yoktur. Ancak, gelecekte bir zamanda çevresel koşullarda önemli değişiklikler meydana gelirse, nötr mutasyonlar bu yeni koşullarda doğal seleksiyon açısından önem kazanabilirler. Öte yandan, kalıtsal olmadıkları için, daha doğrusu yavru nesillere aktarılamadıkları için, doğal seleksiyon **somatik mutasyonlar** üzerinde de iş görmemektedir.

3.2.1. Fenotipik Varyasyon Kaynakları

Popülasyonun veya bir tür'ün bireyleri arasındaki fenotipik varyasyonlar **genetiksel faktörler**, **çevresel etkenler** ya da **her ikisinden** kaynaklanmış olabilir. Örneğin, eğitim sonucu davranışlarda meydana gelen bireysel farklılıklar **çevresel kaynaklıdır**. Çevresel faktörlerin özel bir grubu olan **maternal** (anasal) **etkiler**, annenin yavrusu üzerine olan etkileridir; ancak bunlar anneden çocuğa geçen genlere bağlı olarak değil, daha çok annenin yumurtasındaki yumurta sarısının miktarı ve bileşimine, annenin yavrusuna olan ilgisine ve hatta annenin embriyoyu taşıdığı hamilelik süresindeki psikolojik durumuna bağlı olarak meydana gelir.

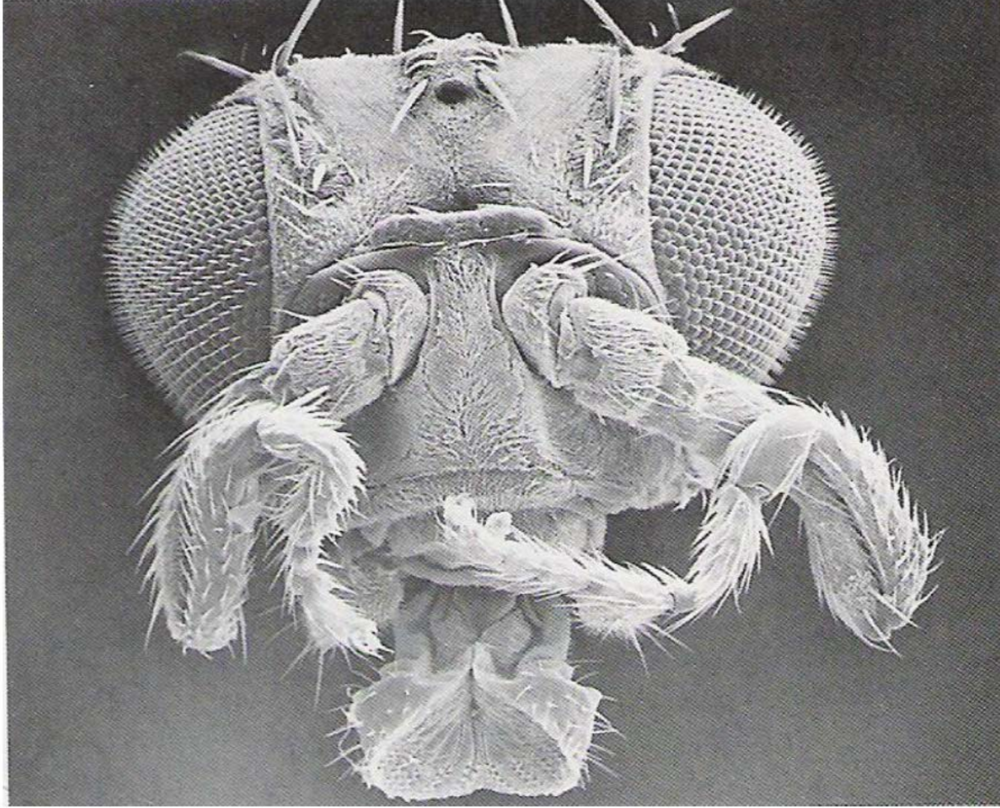
Bireyler arasında doğuştan gelen **(konjenital)** farklılıklar doğumdan önce embriyo üzerine etkili olan genler, genetiksel olmayan anasal etkiler ya da çevresel faktörler tarafından meydana getirilir. Hamile bir kadının alkol, tütün ürünleri ya da bazı ilaçları kullanması gibi çevresel etkenler, bebeklerinde genetiksel olmayan konjenital anormalliklerin riskini artırır.

Bütün bunlara karşılık, bir kişinin kan grubunun A ya da B olması, göz renginin kahverengi ya da mavi olması, tamamen **genetiksel faktörler**; boy uzunluğu, zekâ düzeyi, sayısal ya da sözel yetenekleri; bitkilerde birim alandan elde edilen ürün miktarı; hayvanlarda hayvan başına et ya da süt verimi gibi kantitatif özelliklerdeki farklılıklar ise **genetiksel** ve **çevresel faktörler**in her ikisi tarafından belirlenir.

3.2.1.1. Mutasyonların Fenotipik Varyasyonlar Üzerine etkileri

Mutasyonlar vücut büyüklüğü, renklenme ya da enzim aktivitesi miktarı gibi bir veya birden fazla özelliği değiştirebilir. Bu çeşit değişimler ise organizmaların yaşama/ hayatta kalma ve üreme kapasitelerini etkiler.

En büyüleyici mutasyonlar, **gelişim sürecinde**, diğer genlerin işleyişini/ ifadesini düzenleyen **kontrol genlerinde** meydana gelen mutasyonlardır. Örneğin, *Drosophila*'nın **homeotik selektör genleri,** daha embriyo döneminde bu organizmanın temel vücut planını belirleyen genler olup; bu gen grubuna dâhil *Antennapedia Gen Kompleksi*'nde meydana gelen mutasyonlar, normalde antenlerin gelişeceği yerden bacakların gelişmesiyle sonuçlanmaktadır (Şekil 3-2)



Şekil 3-2: Drosophila'nın Antennapedia mutantlarında, antenlerle ilgili yapıların bacaklara dönüşümü (Bahçeci'ye göre Elseth ve Baumgardner, 1995'den).

Çeşitli araştırmacılar tarafından yapılan çalışmalar, bir başka kontrol geni olan *Pax6* geninin memelilerde, böceklerde ve diğer birçok

hayvanda gözün gelişiminde/ oluşumunda etkisi olan yaklaşık 2500 genin ifade edilmesini (fenotipte ortaya çıkmasını) düzenlediğini; bu gende meydana gelen mutasyonların, anormal göz gelişimiyle ya da gözün hiç gelişmemesiyle sonuçlandığını göstermiştir.

Öte yandan, pek çok mutasyon **pleiotropik etkilere** sahiptir. *Drosophila*'daki *yellow* (sarı) *mutasyonu*, yalnızca vücut rengini etkilememekte, aynı zamanda dişilerin kendi türünün erkek bireylerini tanımasını sağlayan kur yapma davranışlarını da etkilemektedir. Daha sonra görüleceği üzere, kur yapma davranışının **eşeysel seleksiyon** açısından önemi çok büyüktür.

Mutasyonların etkileri oldukça yüksek bir avantajdan yine oldukça yüksek bir dezavantaja kadar değişebilir. Ayrıca, pek çok mutasyon **nötr** olup o anki koşullarda bir etkiye sahip olmamakta; fakat mevcut koşullar değiştiğinde onlar, canlıda avantajlı veya dezavantajlı değişimlere sebep olacaklar ve o zaman doğal seleksiyon onların üzerinden de işleyecektir.

3.2.1.2. Rekombinasyonların Fenotipik Varyasyonlar Üzerine Etkileri

Eşeysel olarak çoğalan organizmalarda varyasyonlar, mayoz bölünme sırasında meydana gelen krosingoverli ve homolog kromozom çiftlerinin şansa bağlı ayrılmaları sonucu ortaya çıkan farklı alel kombinasyonuna sahip gametlerin birleşmesiyle, yani **eşeysel rekombinasyon** yoluyla da meydana gelmektedir.

Rekombinasyon yoluyla meydana getirilen potansiyel genetik varyasyon oldukça fazladır. Örneğin, 5 kromozom çiftinin (2n = 10) her birinin üzerinde tek bir lokus bakımından heterozigot olan bir organizmanın, homolog çiftlerin mayoz bölünmenin anafaz-I evresinde rasgele ayrışmasına bağlı olarak, bir birinden farklı alel kombinasyonuna sahip $2^5 = 32$ çeşit gamet meydana getirme; bu gibi iki organizmanın çaprazlanmasıyla da $3^5 = 243$ farklı zigotik genotip oluşturması olasılığı vardır. Eğer her lokus farklı bir fenotipik özelliği etkiliyorsa, bu çok büyük bir fenotipik varyasyonun oluşması anlamına gelir.

3.2.1.3. Kantitatif Özelliklerde Varyasyon

Genetik bilgilerinden anımsanacağı gibi, yalnızca genetiksel faktörler tarafından kontrol edilen özellikler **kalitatif** (niteleyici) **özellikler** olarak isimlendirilmektedir. Kalitatif özelliklerin belirgin karakteri, fenotipte birbirlerinden kolaylıkla ayrılabilen gruplar (kırmızı / ya da beyaz, yuvarlak / ya da buruşuk, A kan grubu / ya da B kan grubu, vb) oluşturmasıdır.

Öte yandan, bitkilerde birim alandan hasat edilen ürün miktarı, meyve ağırlığı ve tohum rengi; hayvanlarda koyun başına yapağı miktarı ve yavru büyüklüğü, sığır başına et ve süt miktarı; insanlarda erişkinin boy ve ömür uzunluğu, vücut ağırlığı, zeka düzeyi ya da fertilite, gibi genellikle ölçülebilen veya tartılabilen özellikler ise **kantitatif özellikler** olarak ifade edilirler. Kantitatif özellikler, fenotipte birbirlerinden kesin sınırlarla ayrılan gruplar oluşturmaktan ziyade, geniş aralıklar içerisinde **sürekli varyasyon** gösteren gruplar meydana getirir.

Kantitatif karakterlerde görülen sürekli varyasyonun nedeni, bir birlerinden farklı dominant genlerin aynı özellik üzerine ve katkıları bir birleri üzerine eklenecek şekilde **(kumulatif olarak)** etki etmeleri ve genler ile çevresel faktörler arasındaki ilişkilerdir. Kantitatif özelliklerde ortaya çıkan varyasyonun tanımlanması ve analizi, istatistiksel ölçümlere dayandırılır.

3.2.1.3.1. Kantitatif Özelliklerin İstatistiksel Analizi

Kantitatif varyasyonun en yararlı istatistiksel ölçüsü **varyans** olup **ortalama değer**in etrafındaki bireysel/ tek tek değerlerin dağılımını gösterir. Varyans, aynı zamanda bireylerin ortalamaya olan uzaklıklarını da ölçer.

3.2.1.3.1.1.Ortalama, Varyans ve Standart Sapma

Bir popülâsyondaki örnek serisine ait en genel ve yararlı terim **ortalama**'dır. Ortalama, örnekteki tüm bireylerin değerlerinin toplamının birey sayısına oranı olup,

$\bar{X} = \Sigma X / N$ formülü ile saptanır.

Burada "$\bar{X}$", ortalamayı; **ΣX**, bütün veri gruplarının toplamını ve **N** de birey sayısını ifade etmektedir.

Ortalama değerden uzaklaşıldıkça, uzaklaşılan bireylerin sayısına bağlı olarak varyasyon artar. Dolayısıyla, her bireye ait değerin, ortalama değere göre farklılığının derecesini saptamak gerekir. Bu saptama, **varyasyonu ölçmenin** önemli elemanlarından biri olan **varyans**ın hesaplanmasıyla yapılır. Varyans, dağılımın bir ölçüsüdür ve her bireye ait değer **(X)** ile ortalama değer($\bar{X}$) arasındaki farkın karelerinin toplamının, gözlenen örneklerin toplam sayısının 1 eksiğine **(N -1)** bölünmesiyle hesaplanır. Buna göre variyans **(s^2)**,

$(s^2) = [\Sigma (X - \bar{X})^2] / (N-1)$ formulü ile hesaplanır.

Varyans ile ilişkili olan diğer bir istatistiksel terim de **standart sapma (s)** olup, variyansın karekökünün alınmasıyla, yani;

$s = \sqrt{s^2}$ formulü ile hesaplanır.

Standart sapma, örnekteki bireylerin ortalamadan uzaklıklarının ortalama ölçüsü olup bir popülasyondaki fenotiplerin dağılımı hakkında önemli bilgiler verir.

3.2.1.3.1.2. Genetik ve Çevresel Varyans

Genlerin ve çevrenin, kantitatif bir özelliğin toplam varyasyonuna ne derecede etki ettikleri, istatistiksel olarak **varyans analizi** ile araştırılır. **Toplam fenotipik varyans (s^2_t)**, aşağıda görüldüğü gibi iki ayrı varyansın toplamıdır: yani,

$s2t = s2g + s2e$ 'dir.

Burada **(s^2_g) genetik varyans** olup, populasyonda farklı genotipler olduğu zaman ortaya çıkar. **(s^2_e) çevresel varyans** olup, çevresel farklılıklara bağlı olarak meydana gelir.

Çevresel varyansın (s^2_e'nin) değeri, genellikle aynı genotipe sahip bireylerin fenotiplerinde gözlenen bir özelliğin varyasyonun ölçülmesiyle saptanır. Bu gibi ölçümler, homozigot ırkları bulunan deney organizmaları üzerinde yapılırken, insanlarda bu tür ölçümler sadece farklı çevrelerde ve birbirlerinden ayrı olarak büyütülmüş tek yumurta ikizleri üzerinde gerçekleştirilebilir. Her iki olayda bireyler genetik açıdan saf ırk oldukları için genetik variyans (s^2_g)'ın değeri **sıfır (0)** olacak ve gözlenen varyasyonun tamamı çevresel etkenler tarafından meydana getirilmiş olacaktır.

Örneğin, sadece mağaralarda yaşayan *Astyanax* cinsi balığın ileri derecede homozigot olan iki ırkının çaprazlanması sonucu meydana gelen F_1 ve F_2 nesillerinde göz çapının büyüklüğü ile ilgili varyanslar, sırasıyla, 0,057 ve 0,563 olarak hesaplanmıştır. F_1 bireyleri genetik açıdan homojen (hepsi aynı genotipe sahip hibrit) oldukları için onların göz çapı büyüklüğü ile ilgili olarak hesaplanan 0,057'lik varyans tamamen çevresel variyanstır (s^2_e = 0,057). Buna karşılık F_2 nesli heterojen olduğu için, onların göz çapı ile ilgili olarak hesaplanan 0,563 değeri ise toplam variyanstır (s^2_t = 0,563).

$s^2_t = s^2_g + s^2_e$ olduğuna göre, genetiksel variyans (s^2_g),

$$s^2_g = s^2_t - s^2_e$$

$$= 0{,}563 - 0{,}057$$

$$= \mathbf{0{,}506}$$ olarak bulunur.

Bulunan **0,506** değeri, *Astyanax*'ın göz çapı ile ilgili olarak F_2'deki genetik varyansıdır.

Bu örnekte, genotipik varyans çevresel varyanstan daha büyüktür fakat bu her zaman böyle olmaz. Yani, bazı özelliklerde ise çevresel varyansın değeri genotipik varyansın değerinden daha büyük olabilir.

3.2.1.3.1.3. Geniş Anlamlı Kalıtsallık

Toplam varyasyonun ne kadarının genetiksel farklılıklar tarafından meydana getirildiği, **geniş anlamlı kalıtsallık** (H^2) terimi ile saptanır. Geniş anlamlı kalıtsallık,

$H^2 = s^2_g / s^2_t$' dir.

Yukarıdaki örneğe tekrar dönülecek olursa, *Astyanax* balığının göz çapı büyüklüğünün geniş anlamlı kalıtsallığı (H^2),

$$H^2 = s^2_g / s^2_t$$

$$= 0{,}506 / 0{,}563$$

= **0,90** olarak hesaplanır.

Bunun anlamı, populasyonda *Astyanax* balıkları arasında görülen göz çapı ile ilgili **varyasyonun** %90'ının **genetiksel** farklılıklardan kaynaklandığıdır. Geriye kalan **0,10'**luk değer ise, adı geçen balıkta göz çapı ile ilgili varyasyonun **çevresel** farklılıklardan kaynaklanan kısmını ifade eder.

3.3. Populasyonlarda Yeni Genlerin Meydana Gelişi

Darwin ve taraftarlarının açıklamada zorluk çektikleri konulardan bir tanesi; "mutasyon, rekombinasyon ve transposable elementler gibi genetiksel varyasyon kaynaklarının sebep olduğu nispeten küçük fenotipik varyasyonlar üzerine seleksiyonun etki etmesiyle, kompleks yapıların nasıl meydana geldiğidir". Bu sorunun cevabı, populasyonlarda **yeni genlerin** meydana gelmesi ve bunların kontrolünde kompleks yapıların oluşturulmasıdır.

Şurası açıkça bilinmektedir ki, memeli genomundaki yaklaşık 35 000 farklı fonksiyonel gen, günümüz organizmalarının en eski atalarında bulunan çok daha az sayıdaki genden evrimleşmiştir. İnsan genomundaki bütün genlerin, yeryüzünde yaşam için ilk programları sağlamış olan **bir gen**'den ya da **bir gen grubundan** geldiği çok güçlü bir olasılıktır. Ancak, günümüzde büyük organizma grupları arasında, çok sayıdaki fonksiyonel genin farklılık gösterdiği de bilinen bir gerçektir. Burada cevaplanması gereken soru, "farklı/ yeni genlerin nasıl meydana geldiği ve bu yeni genlerin oluşumuna hangi mekanizmaların öncülük ettiğidir?"

Çok sayıdaki biyologun ortak görüşü, "**yeni genler**in çeşitli mekanizmalarla, ya aynı genomda ya da farklı genomlarda önceden var olan genlerden meydana geldiği" şeklindedir. Söz konusu bu

mekanizmalardan birinci derecede önemli olanları **lateral gen transferi, ekzon rekombinasyonu** ve **gen duplikasyonu**dur

3. 3. 1. Lateral Gen Transferi

Horizontal gen transferi olarak da bilinen **lateral gen transferi** (LGT), bir genin başka tür'lerden ithal edilmesi olayıdır. Bu, özellikle bir virüsün, konukçusunun genini kendi genomuna bağlayıp daha sonra başka bir konukçusuna taşımasıyla gerçekleşir. Lizogenik ve retrovirüsler, LTG'nin etkili araçlarıdır.

Örneğin, insanların kalın barsağında yaşayan *Entamobae histolitica* (dizanteri amibi)'nın, yapılan filogenetik analizi, onun çeşitli fermentasyon genlerinin *Archae* (3,2 milyar yıl önce, Prekambriyen'in ilk dönemlerinde yaşamış ilkel Prokaryotlar)'dan geldiğini göstermiştir. Öte yandan, Salzberg ve grubunun yaptığı çalışmalar da, sayıları 40 ile 50 arasında değişen insan geni'nin kendi orijinal şekilleriyle bakterilerde bulunduğunu ortaya koymuştur. Bunun anlamı, bakteri genlerinin günümüz insanında var olması ve hala fonksiyonların devam ettirmeleridir.

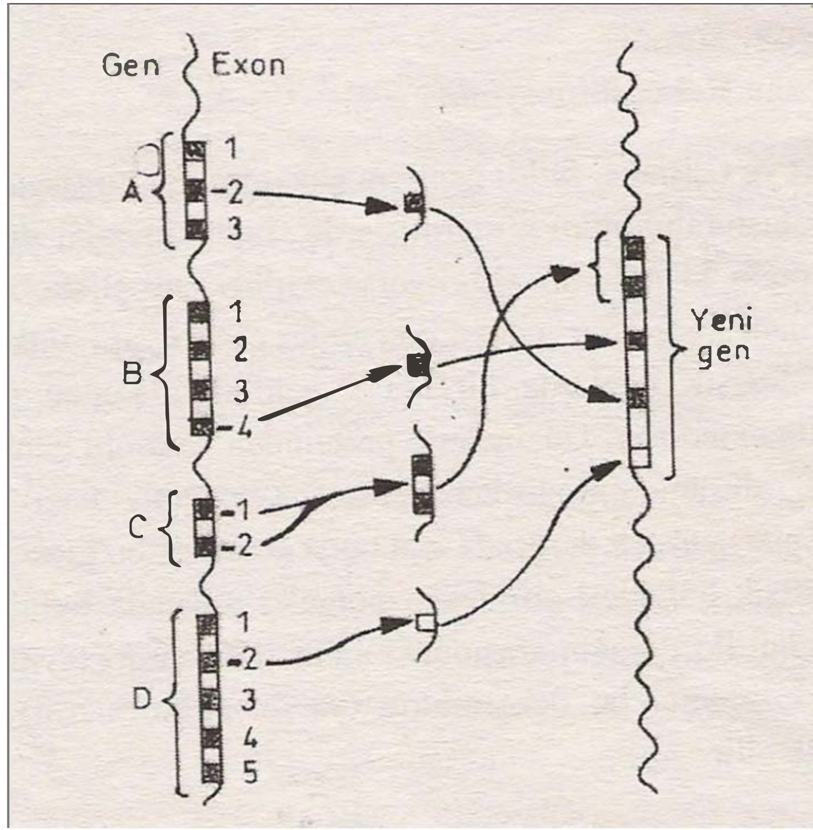
3. 3 .2. Ekzon Rekombinasyonu

Ökaryotik organizma genlerinin bir özelliği de, şifresi aktif mRNA'ya çevrilen **ekzon** ve çevrilmeyen **intron** bölgelerini içermesidir. Araştırmacılar, "farklı genlerin ekzonlarının bir araya gelerek yeni kombinasyonlar oluşturabileceğini" göstermişlerdir. Eğer ekzonlar **domain** olarak isimlendirilen protein segmentlerini/ alt birimlerini sentezliyorsa, bu olay mükemmel bir anlam ifade eder; çünkü, domainler bazı büyük moleküllerin daha küçük alt birimleri olup farklı şekillerde bir araya geldiklerinde yeni yapıları meydana getirebilmektedirler. Çok sayıdaki proteinden sorumlu genlerin incelenmesiyle bu durumu doğrulayacak bulgulara ulaşılmıştır. İncelenen pek çok proteinde, bir gen'in **ekzonlar**a bölünmesi ile proteinin **domainler**'e bölünmesi arasında yakın bir uyumun olduğu görülmüştür. Gen ekzonları ile protein domainleri arasındaki bu uyum **ekzon rekombinasyonu** olarak ifade edilmektedir.

Yaklaşık 100 amino asitten meydana gelmiş küçük protein parçacıkları olan domainler, bir araya gelerek fonksiyonel bir protein molekülünü meydana getiren alt birimler olarak görülmektedir. Örneğin, fonksiyonel bir **antikor** molekülü, kendi **immünoglobin**

domainlerinin bir araya gelmesiyle oluşmuştur; bu domainlerden iki tanesi, immün cevap sırasında antijenlerin bağlandığı antikorun çentik kısmını oluşturmaktadır. Yine çeşitli kollajen proteinleri, beş ya da daha fazla farklı tip domainin farklı şekillerde dizilmeleri sonucu meydan gelmiştir.

Yukarıda açıklanan ve tanımlanan ekzon rekombinasyonu hipotezi; yeni **genlerin evriminin,** farklı genlere ait ekzonların başka bir kromozomun intron bölgesine girerek orada yeni kombinasyonlar oluşturacak şekilde birbirlerine eklenmeleriyle gerçekleştiğini ileri sürer (Şekil 3–3).



Şekil 3–3: Ekzon rekombinasyonu ve yeni bir genin oluşumu
(Bahçeci'ye göre Gould ve Keton, 1996'dan)

Şekil 3-3'de, soldaki kromozom üzerinde yer alan A, B, C ve D gibi dört farklı genin bazı ekzonlarının, bizzat kendilerinin ya da kopyalarının, sağdaki başka bir kromozomun üzerinde bir araya gelmeleri (rekombinasyonu) sonucu **yeni bir fonksiyonel genin** meydana geldiği görülmektedir.

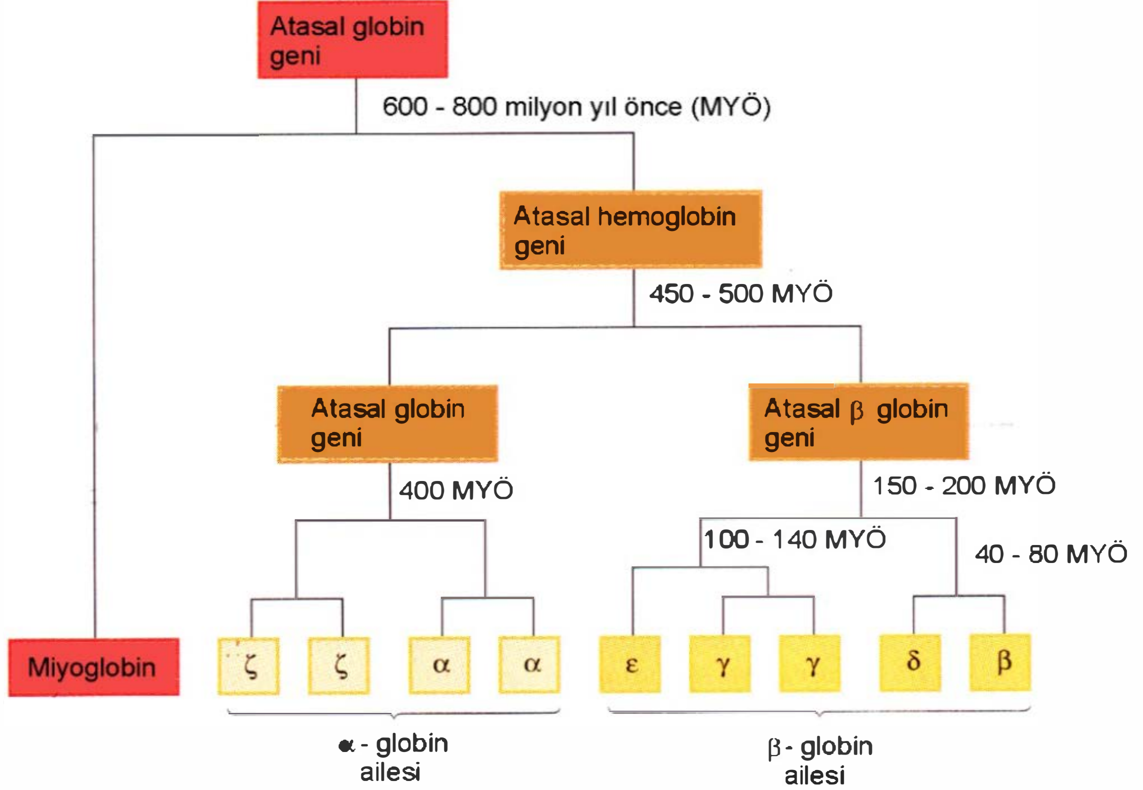
Ekzon rekombinasyonu, yeni proteinlerle reaksiyona giren, yani onları substrat olarak kabul eden, **yeni enzimlerin** meydana getirilmesinde çok önemli bir şanstır. Günümüzde moleküler biyologlar, var olan ekzonları kombine etmek suretiyle **hibrid genleri** dizayn etmekte ve bu genler de yeni proteinlerle reaksiyona giren enzimleri şifrelemektedir.

Bitkilerde ekzon rekombinasyonu olayının iyi araştırılmış bir örneği, bu olayın genlere yeni fonksiyonları nasıl kazandırdığını da göstermektedir. *Solanum tuberosum* (Patates)'da **sitokrom C-1 gen'**i dokuz ekzondan meydana gelmiş olup bunların ilk üç tanesi mitokondriyumlarda **katalaz enziminin** yerinin belirlenmesinden sorumludur. 1996 yılında yapılan çalışmalar, patates sitokrom C-1 geninin ilk üç ekzonunun *Zea mays* (mısır), *Arabidopsis* ve diğer bitkilerde **gliseraldehit 3-fosfat dehidrogenaz** enzimini şifreleyen ve akraba olmayan başka bir genin (*Gapdh*) ilk üç ekzonu ile önemli derecede sekans benzerliği gösterdiğini ortaya koymuştur. Dolayısıyla, sitokrom C-1'in öncü sekansındaki organel hedefli fonksiyon, *Gapdh* geninden kazanılmış olmaktadır.

3. 3 .3. Gen Duplikasyonu ve Gen Familyaları

Yeni genlerin meydana gelmesiyle ilgili en yaygın mekanizmalardan bir tanesi de **gen duplikasyonu'**dur. Gen duplikayonu ile yeni genlerin meydana geldiğine ilişkin kanıtlar, özellikle miyoglobin ve hemoglobin genlerinin incelenmesinden gelmiştir. Daha çok balina ve fok balığı gibi deniz memelilerinin iskelet kaslarında oksijen depolayan ve oksijenin hücreler arasına difüzyonunu kolaylaştıran miyoglobin proteini, 153 amino asitlik bir tek polipeptit zincirinden meydana gelmişken, kanda oksijen taşıyan hemoglobin proteini dört polipeptit zincirinden meydana gelmiştir. Bunlardan iki tanesi α-zinciri olup her biri 174 amino asitten, diğer iki tanesi β-zinciri olup her biri 146 amino aitten oluşmuştur. Günümüz *Lampreyler'*inde ise (yılan balığına benzer emici ağza sahip bir su hayvanı) hemoglobin hala bir tek zincirden ibarettir. Miyoglobin, amino asit sekansı bakımından hemoglobin zincirleri ile önemli derecede benzerlik gösterdiği gibi, üç boyutlu yapısı bakımından da benzerlik göstermektedir. Ayrıca, bütün bunlara bu proteinler için şifre veren tüm genlerin intron bölgelerinin aynı yerde yerleşmiş olduklarının keşfedilmiş olması da eklenirse, miyoglobin ve hemoglobin genleri'inin tek bir **atasal gen'**den evrimleştiğini söylemek oldukça mantıklı bir açıklama olacaktır. Arka arkaya iki kez tekrarlanan DNA

segmentleri, benzer protein ürünlerini şifreleyen birbirinden farklı fakat akraba olan gen gruplarının, yani **gen familyaları**'nın gelişiminse etkin rol oynamıştır (Şekil 3 -4).



Şekil 3-4: *İnsan hemoglobin genlerinin duplikasyon yoluyla evrimi.* (Bahçeci'ye göre Elseth ve Baumgardner, 1995'den).

Örneğin, oksijeni tersinir olarak taşıyan ve hepsi porfirin içeren **globinler**, evrimsel süreçte bir tek atasal genden tekrarlamalı duplikasyon yoluyla meydana gelmiş 4 ayrı gen tarafından şifrelenen 4 fonksiyonel gruba dâhil moleküller olup bunlar **miyoglobin, hemoglobin, nöroglobin** ve **sitoglobin**'dir. Bu moleküllerden miyoglobin bir, hemoglobin 2 α ve 2 β olmak üzere 4 polipeptit zincirinden meydana gelmiştir. İki α-geni (HBA_1 ve HBA_2), birbirine benzer ikişer protein zincirini şifrelerken, diğer globin genlerinden iki- γ geni sadece bir amino asit açısından farklı olan (HBG_1 ve HBG_2) gibi iki çeşit ürünü şifrelemektedir. Bu da göstermektedir ki, her bir hemoglobin zinciri geni, miyoglobin geninin duplikasyonuyla meydana gelmiştir. Hemoglobinin O_2 taşıma kapasitesi diğer globinlerden daha yüksek olup embriyonik gelişimin farklı

evrelerinde farklı hemoglobin çeşitleri görev yapmaktadır. Örneğin, memelilerde **δ, ζ, ve γ** globin genleri embriyonik dokularda ifade edlirken **α ve β** globin genleri erişkinlerde ifade edilmektedir. Globin genleri, tek bir atasal gen dizisinden **gen familyasının** nasıl meydana geldiğinin mükemmel bir örneğini sunmaktadırlar. Gen familyalarının büyüklüğü genellikle spesifik adaptasyonlar ile paralellik göstermektedir. Örneğin insanlar, her biri bir ya da birkaç kokulu kimyasal maddeye bağlanan **koklama reseptör proteinlerini** şifreleyen yüzlerce gen'e sahiptir.

Gen duplikasyonu yoluyla yeni genlerin meydana geldiğini gösteren başka çalışmalar da bilinmektedir. Örneğin, sindirim enzimlerinden **tripsin** ve **kemotripsin**, kanın pıhtılaşmasında rol oynayan **trombokinaz enzimi** gibi enzimler farklı fonksiyonlara sahip olmalarına karşın, bu enzimlerin sentezi için şifre veren genlerin hemen hepsi aynı baz sekanslarına ve intron lokasyonlarına sahiptir. Dolayısıyla söz konusu genlerin de, bazı ilkel enzimler için şifre veren genlerin duplikasyonları olarak meydana geldiklerini söylemek yanlış olmayacaktır.

Yapılan analizler, gen duplikasyonu hızının her milyon yılda gen başına yaklaşık 0,01 duplikasyon **[(%1 duplikasyon/ gen/ milyon yıl)]** olduğunu ortaya koymuştur.

4. BÖLÜM

DOĞAL SELEKSİYON VE ADAPTASYON

Doğal Seleksiyon (doğal seçilim), belirli bir genotipik ya da fenotipik kombinasyonun, diğer kombinasyonlarla rekabet açısından, organizmaya bir avantaj sağladığı zaman gerçekleşir. Seleksiyonun nispi gücü, sağlanan avantajın miktarıyla değişir. Herhangi bir fenotipin daha uzun ömürlü olması ve yavru verme olasılığı, onun **uyumunun / adaptif değeri**'nin bir ölçüsüdür. Uyum (**adaptasyon**), çevresel koşulların değişimine bağlı olarak ortaya çıkması ve belirli bir genotipe avantaj sağlaması nedeniyle göreceli bir kavramdır. Ancak, daha önce de belirtildiği gibi, uyumun miktarı ölçülebilmektedir.

4.1. DOĞAL SELEKSİYON

Doğal seleksiyon, türlerin kökeni ve evrim teorisinin merkezi kavramıdır. **Doğal seleksiyon teorisi**; canlıların belirli bir çevrede hayatta kalmalarını ve üremelerini, yani sayısız özelliklerle donatılmış olmaları sayesinde adaptasyonlarını nasıl gerçekleştirdiklerini açıkladığı gibi, türlerin ortak atadan beri nasıl farklılaştıklarını ve sonsuz denebilecek varyasyonlara nasıl sahip olmalarını da açıklar.

Doğal seleksiyon yoluyla evrim teorisi, 19. yüzyılda J. B. Lamarck'ın **kazanılmış karakterlerin kalıtımı yoluyla evrim** görüşüne alternatif olarak geliştirilmiştir. Lamarck, bir bireyin yaşamı boyunca kazanmış olduğu somatik özelliklerin kendi yavrularına da aktarıldığını düşünmekteydi. Lamarck'a göre, her neslin özellikleri, vücut parçalarının kullanılması ya da kullanılmaması sonucu ortaya çıkan **modifikasyonlar** tarafından belirlenmekte ve sonraki nesillere de aktarılmaktadır. O'na göre evrimsel değişimler, pek çok nesil boyunca kazanılan bu gibi modifikasyonların tedrici olarak biriktirilmesiyle gerçekleşmektedir ve bunun en klasik örneği de bu günkü **uzun boyunlu zürafaların** meydana gelmesidir.

Lamarck, zürafaların başlangıçta kısa boyunlu olduklarını ve daha çok çayırlık alanlardaki otlarla beslendiklerini varsaymaktaydı. O'na göre, iklimin kuraklaşması sonucunda çayırlar kuruyunca, zürafalar yüksek ağaçların dallarındaki yapraklara uzanarak beslenmek zorunda kalmışlardı. Böylece, boyun, sık sık yukarı doğru uzatılması sonucu uzamış ve kazanılan bu özellik yavrulara da aktarılmıştır. Zamanla daha yüksekteki yapraklara uzanmak zorunda kalan hayvanların boyunları, nesilden nesile giderek daha da uzamıştır. (Eğer böyle olsaydı, bugün bile her neslin boynu kendi ebeveynlerinkinden daha uzun olmaya devam ediyor olmalıydı. Ne dersiniz?)

Lamarck'ın bu görüşüne karşılık Darwin'in **doğal seleksiyon teorisi,** başlangıçta atasal zürafaların boyunlarının daha kısa olduğunu fakat boynun uzunluğunun bir bireyden diğerine farklılık **(varyasyon)** gösterdiğini; daha doğrusu, zürafa populasyonunda çok sayıda kısa, orta ve uzun boyunlu bireylerin bulunduğunu ileri sürer. Beslenme bakımından ortam koşullarında bir olumsuzluk (kuraklığa bağlı olarak yerdeki çayırların kuruması gibi) ortaya çıktığında; yüksek ağaç dallarındaki yapraklara ulaşabilecek uzunlukta boyna sahip olan zürafalar beslenerek hayatta kalmayı başarmış ve çoğalarak nesillerini devam ettirebilmiş, boyunları ağaç dallarına ulaşamayacak uzunlukta olan (kısa ve hatta orta boyunlu bireyler) ise, yeterince beslenemedikleri için fazla yavru meydana getirememiş ve zaman içerisinde nesilleri ortadan kalkmıştır. Darwin'in doğal seleksiyon teorisi, ağaç dallarındaki yapraklara ulaşabilecek uzunlukta boyna sahip olmayan kısa boyunlu zürafaların kısa bir sürede yok oldukları, buna karşılık bütün uzun boyunluların yaşamlarını sürdürerek çoğaldıkları anlamına gelmez; fakat uzun boyunlu olanların **oransal olarak** daha çok hayatta kaldıklarını ve dolayısıyla daha fazla yavru meydana getirdiklerini ifade eder.

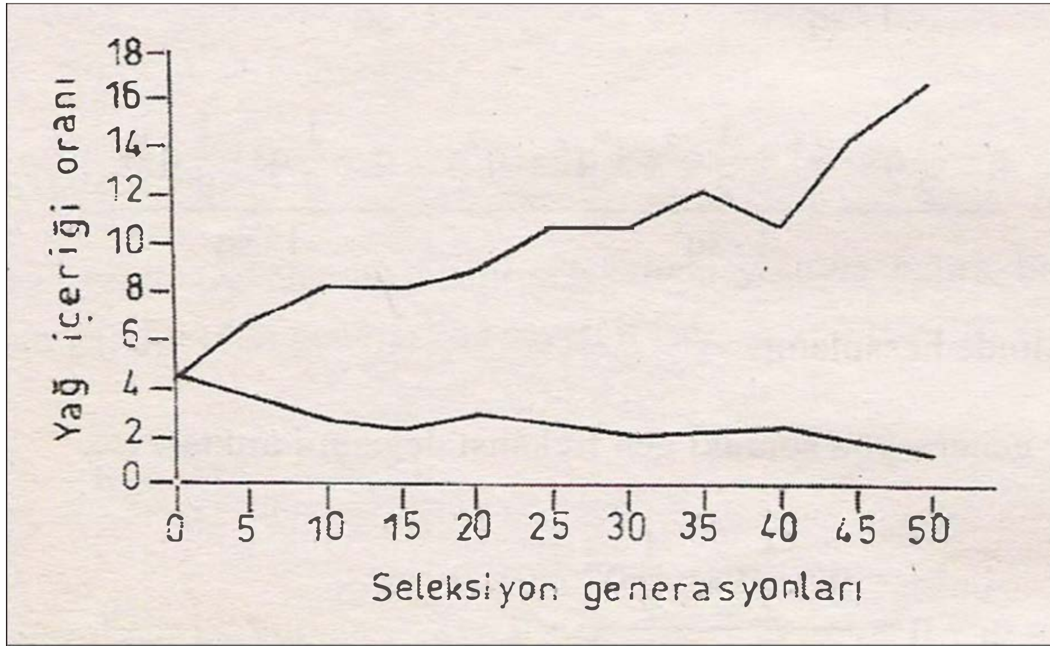
Dolayısıyla, doğal seleksiyon, kesinlikle bir amaca yönelik olarak işleyen sürecin değil, organizmalar ya da popülâsyonlar arası üreme başarısındaki istatistiksel farklılıkların adıdır. Sonuç olarak, ağaçlar üzerindeki besinlere ulaşma bakımından **rekabetin artması**, uzun boyunlu bireyler için **selektif/** seçici bir **avantaj** sağlamış ve zürafaların evrimi bu şekilde devam etmiş; çok uzun yıllar sonra kısa boyunlu olanların tamamı populasyondan silinmiş ve geriye sadece uzun boyunlu olanlar kalmıştır.

4.1.1. Kantitatif Özelliklerin Yönlendirilmiş Seleksiyonu

Populasyonda doğal seleksiyonun üzerinde işlediği özellikler, genellikle çok sayıda farklı genlerle kontrol edilen **kantitatif karakterler** olup bu özelliklerin fenotipte ifade edilmesi aynı zamanda çevresel faktörlere de bağlıdır.

Yönlendirilmiş seleksiyon'un en iyi örneklerinden biri, bitki ve hayvan yetiştiricilerinin istediği ve genellikle ekstrem fenotiplerle temsil edilen özelliklerin seçilmesidir. Tohum başına daha fazla yağ içerilmesi, sığır başına daha çok süt, tavuk başına daha fazla et ya da yumurta verimi gibi kantitatif özellikleri meydana getiren genotipler, uzun süreleri alan kedileştirme denemelerinden sonra fenotipte ifade edilebilmektedir ki, bu olaya **yapay seleksiyon** adı verilmektedir.

Yapay seleksiyona verilecek en güzel örneklerden biri, tane başına ortalama % 4 yağ içeren mısır ırkından, araka arkaya yapılan 50 kedileştirme denemesinden (50 nesil) sonra, tane başına ortalama % 15 yağ içeren mısır ırkının elde edilmesidir (Şekil 4-1). Söz konusu şekil'den görüldüğü gibi, yukarıya doğru seleksiyonda yağ içeriği % 15'e çıkarken, aşağıya doğru seleksiyonda bu oran % 1'e inmiştir. Yani, yağ içeriği % 4 olan bir mısır populasyonundan iki ayrı populasyon (yağ içeriği %15'lik ve % 1'lik olan) meydana gelmiştir. Anlaşılacağı üzere, yönlendirilmiş seleksiyon ekstrem fenotiplerden yana işlemekte ve meydana gelen her iki populasyonda da genetik homojenliğe sebep olmaktadır.

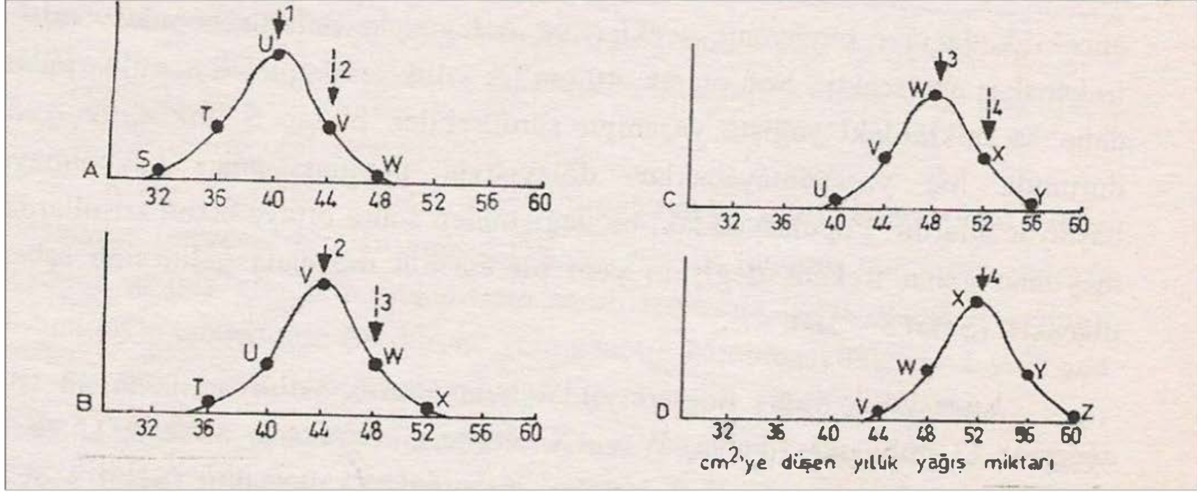


Şekil 4–1: Yaklaşık 50 nesil devam ettirilen yapay seleksiyondan sonra mısır bitkisinde yağ içeriğinin değişimi (Klug ve Cummings, 1994'ten).

Yetiştirici % 15'lik populasyonun üretimini sürdüreceği ve %1'lik populasyonun üretmini sonlandıracağı için, bir süre sonra ikinci populasyon ortadan kalkacaktır.

Doğada yönlendirilmiş seleksiyon, genellikle çevresel koşullarda meydana gelen değişimlere bağlı olarak ekstrem(uç) fenotiplerden birinin seçildiği fakat diğerinin elendiği zaman gerçekleşir. Eğer çevresel koşullar değişirse, yani seleksiyon baskısında bir değişim olursa, alel frekansları da değişir ve bunun sonucunda fenotipik varyasyon eğrisinde de bir değişim görülür. Örneğin, herhangi bir bitki türünün (**U-bitkisi**) genetik yapısının, yıllık yağış ortalaması 40 cm. olan bir ortamda onun en iyi şekilde büyümesine imkân verdiğini kabul edelim (Şekil 4-2A; 1 nolu ok). Bu şeklin temsil ettiği populasyon, aynı zamanda, yıllık ortalama yağış miktarı 32 cm olduğunda en iyi büyüyen birkaç **S-bitkisi** ile yağış miktarı 48 cm. olduğunda en iyi büyüyen diğer birkaç bitkiyi (**W-bitkisi**) de içermektedir. Yıllık ortalama yağış miktarı 36 cm olduğunda en iyi büyüyen **T-bitkileri** ile yıllık ortalama yağış miktarı 44 cm olduğunda en iyi en iyi büyüyen **V-bitkileri** ise popülasyonun yaygın bitkileridir. Bu fenotipik farklılaşma, yağışın ortalama değer civarında değiştiği sürece muhafaza edilir. Fakat bazı alışılmadık kurak yıllarda S-grubu bitkiler, daha yağışlı yıllarlarda W-grubu bitkiler avantajlı duruma

geçseler de, ortalama yağış miktarının 40 cm. olması nedeniyle U-grubu bitkiler uzun süreli en iyi adaptasyonu sağlayacak ve popülasyonun en yaygın bitkileri haline geçeceklerdir.



Şekil 4-2: Yıllık yağış miktarıyla idare edilen yönlendirilmiş seleksiyona tepki veren hipoptetik bir bitki popılasyonunda değişim (Klug ve Cummings, 1994'ten)

Popülasyonda yıllık ortalama yağış miktarının yavaş yavaş 44 cm.ye çıkmasıyla oluşan yeni koşulda (Şekil 4-2B; 2 nolu ok) en iyi büyüyen V-bitkileri, önceki yıllardan daha iyi gelişecekler ve onların hayatta kalma ve üreme frekansı artacağı için popülasyonun en yaygın bitkileri haline geleceklerdir.

Yıllık yağış ortalaması 48 cm. olduğunda en iyi büyüyen W-bitkileri de yeni ortamda öncekine göre daha iyi gelişecekler ve popülasyonda onların frekansı da artacaktır. Bunların aksine, T ve U-bitkileri, önceki kadar iyi büyüyemeyecekleri için popülasyondaki frekansları azalacaktır. Yağış ortalaması 40 cm. den daha az olduğu durumlarda bile hayatta kalmayı sürdüren birkaç S-bitkisi ise, bu yeni durumda yaşamlarını sürdüremeyecek ve popülasyondan kaybolmaya başlayacaklar fakat popülasyona, yıllık 52 cm.lik yağış miktarında gelişebilen ve daha önce hiç bulunmayan yeni bitkiler (X- bitkileri) girecektir.

Eğer yıllık yağış miktarı daha da artar ve ortalama 48 cm.' ye çıkarsa, W- ve X-bitkilerinin frekansları artacak, U- ve V-bitkilerinin frekansları azalacak, T-bitkileri ise popülasyondan kaybolacaktır. (Şekil 4-2C; 3 nolu ok); fakat popülasyona Y- bitkileri gibi yeni bir

bitki grubu daha girecektir. Eğer yıllık ortalama yağış miktarı 52 cm. ye çıkarsa (Şekil 4-2D; 4 nolu ok), populasyondaki bitkilerin frekanslarında daha başka değişimler olmaya devam edecektir.

Görüldüğü üzere, yağmur gibi doğal bir çevresel koşulun değişmesi, popülasyonun belirli bir yönde evrimleşmesine, yani **yönlendirilmiş seleksiyona** neden olmaktadır. Eğer popülasyon çevresel değişimlere tepki verecek kadar değişken değilse, yani yeni koşullarda hayatta kalmasını sağlayacak bazı mutasyonlara (**nötr mutasyonlar** gibi) önceden sahip olmamışsa, çok fazla indirgenecek ve oradaki birçok canlının soyu tükenecektir.

4.1.2. Distruptif ve Dengeleyici Seleksiyon

Populasyonda ekstrem özelliklerden yana işleyen ve ara özelliklerin elenmesine yol açan seleksiyon **distruptif seleksiyon** olarak isimlendirilir.

Kısa, orta ve uzun gagaya sahip kuşların oluşturduğu bir popülâsyonda, bunların beslenebildiği çeşitli tür bitkilerin bulunduğunu varsayalım. Eğer bu çevrede orta boy gagaya sahip kuşların beslendiği tohumları veren bitkiler azalır ya da bu gibi meyvelerin tohumlarını daha hızlı bir şekilde tüketen başka kuşlar bu çevreye göç ederse, orta boy gagaya sahip kuşlar beslenme açısından dezavantajlı duruma düşer fakat kısa ve uzun gagalı olanlar avantaj kazanmış olurlar.

Burada, kısa ve uzun gaga yapısı gibi iki ekstrem fenotipten yana, fakat orta uzunlukta gaga yapısının aleyhine işleyen bir seleksiyon söz konusudur. Böylesi bir seleksiyon, zaman içersinde mevcut popülâsyonun, kısa ve uzun gagalı kuşlardan ibaret iki farklı popülasyona bölünmesine neden olacaktır.

Görüldüğü gibi, distruptif seleksiyonun en belirgin özelliği, büyük bir popülâsyonu daha küçük ve söz konusu özellikler bakımından birbirlerinden farklı iki popülasyona bölmesidir.

Yukarıda açıklanan distruptif seleksiyonun aksine, eksterm fenotiplerin her ikisinin de elendiği fakat ara fenotiplerin korunduğu seleksiyon şekline de **dengeleyici seleksiyon** denilmektedir.

4.1.3. Eşeysel Seleksiyon

Darwin, fiziksel yaşamayı etkileyen seleksiyon ile yalnızca çiftleşmeyi teşvik etme ve sürdürmede etkili özellikler üzerinden işleyen seleksiyonu birbirlerinden ayırmıştır. Darwin, ayrıca, bunların birincisinin, yani **doğal seleksiyon**'un ikincisinden, yani **eşeysel seleksiyon'**dan hemen hemen bağımsız olduğunu ileri sürmüştür.

Darwin, hayvanların özellikle üreme mevsimlerindeki davranışları ile ilgili iki olaya dikkat çekmiştir. Bu olaylardan birincisi, birçok hayvan türünde, üreme döneminde erkek bireylerin birbirleriyle kıyasıya kavga etmeleri; genellikle daha iri vücuda, saldırıya yönelik boynuzlara ve erkek aslanlardaki gibi savunmaya yönelik yelelere sahip olan erkek bireylerin bu kavgalarda galip gelmeleri ve dişi bireylerin çiftleşmek için bunları seçmeleridir. Hatta aslan ve maymunlarda, koloniye katılan daha güçlü yabancı erkeklerin, sürünün lideri durumuna geçip önceki erkeklerin yavrularını boğarak öldürmesi de bu konuda önemli gözlemlerdendir.

İkincisi, birçok kuş türünde erkeklerin parlak renkli ve uzun tüylere (Şekil 4–3 ve 2–5) ve bazı balık türlerinde de yine erkeklerin uzun bir kuyruğa sahip olması, kendi türünün dişilerini cezp etmesi ve dişilerin bu erkeklerle çiftleşmeleridir. Bu iki olayda da, erkeklerin sahip oldukları bu tür özellikler, aynı zamanda onların fizyolojik olarak da sağlıklı ve güçlü olduklarının bir göstergesi olarak kabul edilir.



Şekil 4 – 3: İspinozlarda eşeysel seleksiyon. Pek çok kuş türü gibi ispinoz erkekleri de (sağda) parlak tüyleriyle dişinin (sağda) dikkatini çekmeye ve onu etkilemeye çalışır.

Anlaşılacağı üzere, birçok hayvan türünde, erkeklerin bu gibi özelliklere sahip olmaları dişiler tarafından seçilmelerine ve onlarla çiftleşmelerine neden olmaktadır ki, bu olay Darwin tarafından **eşeysel seleksiyon** olarak tanımlanmıştır.

4.1.4. Doğal Seleksiyon Yoluyla Yeni Fenotiplerin Meydana Gelmesi

Doğal seleksiyon, popülasyonda avantajlı özelliklere sahip bireylerin frekanslarının artmasına, dezavantajlı bireylerin frekanslarının azalmasına, hatta soylarının tamamen tükenmesine yol açarken, acaba yeni özelliklerin/ fenotiplerin meydana gelmesini nasıl sağlamaktadır?

Şekil 4 -2, popülasyon eğrisinin, yalnızca gen havuzundaki küçük bir varyasyon sonucu basitçe sağa doğru kaymasını değil, orijinal popülasyonda bile bulunmayan bir grup bitkinin (X-bitkilerinin) en büyük grup haline gelişini de göstermektedir. Burada sorulacak soru,"başlangıçta popülasyonda bulunmayan X, Y ve Z-bitkilerinin, daha sonra nasıl ortaya çıktıkları"dır. Bu soruya verilebilecek cevaplardan biri, "popülasyonda yeni genlerin/ yeni alellerin meydana gelmesi ve bu alellere sahip bireylerin yıllık yağış miktarı yüksek olan (yeni bir çevresel koşul) habitatlarda daha iyi gelişmeleridir". Bu gibi yeni genler/ aleler kuvvetli bir şekilde seçilir ve popülasyonun her tarafına hızlı bir şekilde yayılır. Söz konusu soruya verilecek ikinci cevap, bitkilerde yağmur tercihinin kantitatif bir özellik olması ve bu nedenle çok sayıda farklı gen tarafından etkilendiği için, her hangi bir genetik varyasyon olmaksızın da X-, Y-, ve Z- bitkilerinin meydana gelebileceğidir". Bu ikinci açıklamaya göre, basit olarak, önceden var olan bazı alelerin frekanslarının bağımsız olarak artması sayesinde mümkün olmaktadır. Böylece, yeni aleler oluşmazsa bile, eski genlerin kombinasyonu yoluyla yeni fenotipler meydana gelebilir ve bu yeni fenotipler seleksiyon yoluyla popülasyonun her tarafına yayılabilir.

4. 2. ADAPTASYON

Buraya kadar anlatılanlara dayanarak **adaptasyon,** "belirli fiziksel özelliklere sahip olan bir çevrede yaşayan organizmalardan bazılarının, bu çevrenin özelliklerden biri ya da birkaçı değiştiğinde, diğerlerine oranla daha fazla hayatta kalma ve daha fazla yavru verme özelliğini kazanma sürecidir" diye tanımlanabilir. Doğal seleksiyon, bir anlamda adaptasyonun evrimine sebep olan

mekanizmadır. Dolayısıyla, adaptasyon genetiksel olarak kontrol edilen bir özellik olup, organizmaların yaşadığı ortama uyumunu artırır.

Çevresel özelliklerin değişimi ile adaptasyon arasındaki ilişkiyi ortaya koyan ilk deneysel çalışmalardan birinin sonuçları, 1937 yılında W.B. Kemp tarafından yayınlanmıştır. Kemp, etrafını çitle çevirdiği ve toprağını sürdüğü bir tarlaya beyaz yonca, mavi çim ve bahçe çimi tohumlarını eşit miktarlarda karıştırarak ekmiş; tohumlar çimlendikten sonra, tarlayı ortasından ikiye bölerek bir tarafında sığırları otlatmış, diğer tarafta ise otlatma yaptırmayarak çayır olarak korumuş ve büyüyen otları tırpanla biçerek kışın hayvanlarına yedirmiştir. Bu işlemi arka arkaya üç yıl tekrarlamış, dördüncü yıl otlatma işlemine de son vermiştir. Dördüncü yılın sonunda, tarlanın her iki tarafında gelişen bitkilerin tohumlarını elde ederek bunları çevresel koşulları her tarafında aynı olan ikinci bir deneme bahçesine ekmiştir.

Sonuçta, yoğun otlatma işleminin uygulandığı kısımdan elde edilen her üç bitki tohumunun çimlenmesiyle meydana gelen bitkilerin bodur kaldığını ve dallarının zemine paralel şekilde yayılma gösterdiğini; otlatma yapılmayan kısımdan elde edilen her üç bitki tohumunun çimlenmesiyle meydana gelen bitkilerin güçlü bir şekilde ve zemine dik olarak büyüdüklerini saptamıştır.

Demek ki, sadece üç yıllık bir süreçte bile, her bitki türünün iki ayrı popülasyonu, polimerik / kantitatif genlerle kontrol edilen büyüme modeli bakımından önemli ölçüde farklılaşmıştır. Açıkçası, tarlanın otlatma yapılan kısmında, dik olarak büyüyen bitkilerin büyük bir çoğunluğunu sığırlar dişleriyle kesip yedikleri için yalnızca otlanamayacak kadar kısa boylu bitkiler hayatta kalmış ve tohum vermişlerdir. Yani, tarlanın bu yarısında dik olarak büyüyen bitkilere karşı yoğun bir **seleksiyon baskısı** (sığırların otlaması) işlemiş ve onlar elenmişlerdir; buna karşılık otlanmama yönünden üstün adaptif değere sahip olan kısa boylu bitkiler ile yerde yayılarak büyüyen bitkiler hayatta kalmış ve tohum vererek yeni nesilleri meydana getirme şansına sahip olmuşlardır. Tarlanın otlatma yapılmayan yarısında ise, dikine büyüme adaptif bakımdan üstün olmuş, kısa boylu ve yerde yayılarak büyüyen bitkiler, özellikle güneş ışığını alma konusunda, yeterli **rekabet gücüne** sahip olamamış ve tohum verecek duruma gelemeden elemine olmuşlardır.

Canlılar dünyasında çok değişik adaptasyon modeli gözlenmektedir. Her birinin evrimsel sürecin anlaşılmasına önemli katkıları olan bu adaptasyon modellerinin başlıcaları **yapısal, üreme, davranışsal, savunma** ve **simbiyotik adaptasyonlar**dır.

4.2.1. Yapısal Adaptasyonlar

Karasal omurgalıların büyük bir çoğunluğunda kafatasını oluşturan kemikler birbirlerine sıkı bir şekilde bağlanmışken, yılanlarda söz konusu kemikler birbirlerine gevşek bir şekilde bağlanmıştır. Yılanların kendi kafalarından bile büyük avlarını, kafa kemiklerini şaşırtıcı bir ustalıkla oynatarak yutabilmelerine olanak sağlayan bu yapı, elbette ki adaptif değere sahiptir. Aslında yılanlar nefes almak için alt çenelerine yapışık solunum borularını kullanırlar; ancak, bazen çok büyük avlarını yutmaları sırasında bu borular tıkanabilir. Bu durumda, nefessiz kalıp boğulmamaları, sahip oldukları tek bir akciğere bağlı uzun hava kesesine önceden hava depolamalarıyla mümkün olmaktadır. Görüldüğü gibi, yılanın adaptif değere sahip diğer bir yapısı da hava kesesidir.

Öte yandan, kıkırdaklı balıklar hariç, kemikli balıkların pek çoğunun, vücutlarının dorsal bölgelerinde yer alan yüzme keselerine hava doldurarak su içerisinde fazla bir güç harcamadan yüzmelerine ve havayı azaltarak derinlere daha rahat inebilmelerine/dalabilmelerine olanak sağlaması nedeniyle bu keseler, adaptif değeri olan yapılardır.

4.2.2. Üreme Adaptasyonları

Üreme adaptasyonlarının en çarpıcı örnekleri, bitkilerin çiçekleri ile bu çiçeklerin tozlaşmasında rol oynayan **polinatörler** (tozlayıcılar) arasında görülmektedir. Her bitki türünün çiçekleri tür'e özgü şekil, yapı, renk ve kokuya sahip olup, bu özelliklerden biri ya da birkaçı tarafından cezp edilen ajanlar tarafından tozlanır. Böcekler, kuşlar ve bazı memeliler gibi bazı polinatörler **nektar/ balözü** emmek için çiçekten çiçeğe dolaşır ve nektar almaya çalışırken üzerlerine bulaşan polenleri de dolaylı olarak diğer çiçeklere taşımış olurlar. Yani, söz konusu hayvanlar balözünü toplarken, farkında olmadan çiçeklerin tozlanmasına da yardımcı olmaktadırlar.

Örneğin, arılar parlak mavi ve sarı renkleri iyi, kırmızı rengi çok zayıf olarak görür; tatlı ve aromatik (hoş) kokular tarafından cezp edilmeye doğuştan eğilimlidir. Yalnızca gündüzleri aktiftir ve genellikle çiçeğin

polen ve nektar içeren kısınma geçmeden önce bir petal (taç yaprak) üzerine konma gereksinimi duyarlar (Şekil 4–4).



Şekil 4–4: Bal arısının nektar emmek üzere konduğu, dolayısıyla tozlanmasına da katkıda bulunduğu birçiçek (http./en. Wikipedia.org/wiki/)

Arılar tarafından tozlanan çiçekler, gerçekten parlak, mor renkli ve hoş kokular salan; ayrıca, taç yapraklarında iniş platformu görevi yapacak uygun çıkıntılara sahip olan çiçeklerdir.

Buna karşılık, sinek kuşları (*Trochilus*) kırmızı rengi iyi fakat mor ve mavi renkleri zayıf olarak görür; koku alma duyuları oldukça zayıf olup çiçekten nektar emerken çiçek üzerine konma gereği duymadan, önünde kanat çırparak durabilirler (Şekil 4–5). Sinek kuşları tarafından tozlanan çiçekler, genellikle kırmızı ve sarı renklidir, hemen hemen kokusuzdur ve konmaya yarayan çıkıntıları da yoktur.



Şekil 4 – 5: Sinek kuşlarının nektar emmek üzere havada kanat çırparak durması ve dolayısıyla tozlaşmaya katkıda bulunması (http://en. Wikipedia.org/wiki/)

Öte yandan, kelebekler ve yarasalar, genellikle alaca karanlıkta ve gece boyunca aktif olan hayvanlardır. Bunlar tarafından tozlanan çiçekler, çoğunlukla beyaz ya da sarı renklidir, yalnızca öğleden sonra geç saatlerde ve geceleyin açılır; ayrıca, kelebek ve yarasaların çiçekleri bulmalarında yardımcı olan ağır ve hoş bir kokuya da sahiptirler (Şekil 4–6).

Üreme adaptasyonlarının en çarpıcı örneği, orkide türleri arasında görülmektedir. Tür sayısı 18.000 ile 25.000 arasında değişen orkidelerin bazı türlerinde çiçekler koku, şekil ve renk bakımından bazı arı ve sinek türlerinin dişi bireylerine benzer. Bu çiçekler tarafından uyarılan söz konusu böceklerin erkek bireyleri, onlarla çiftleşme girişiminde bulunur ve bu sırada çiçeğin polenlerine bulanır. Böyle bir erkek böcek, başka bir orkidenin çiçeği ile aynı girişimi tekrarladığında, üzerine yapışmış olan polenleri bu ikinci çiçeğe bulaştıracak ve onun döllenmesine katkıda bulunmuş olacaktır (Şekil 4 – 7).



Şekil 4–6: Bir kelebek ve tozlanmasına katkıda bulunduğu çiçek. (Kelebek ve çiçek belgeseli).



Şekil 4 – 7: Erkek eşek arılarını kendileriyle çiftleşmek için kandıran *orkideler. (http:/evrimi anlamak. org/evrimwiki).*

Kısa bir dili olan; genellikle leş, hayvan pisliği, humus ve kan ile beslenen sinekler, genetiksel olarak ağır ve kötü kokular tarafından cezp edilmeye doğuştan eğilimlidir. Bu tür sinekler tarafından tozlanan çiçekler, genellikle parlak olmayan renklere ve kötü kokulara sahiptir.

Rüzgâr/hava akımı aracılığıyla tozlanan *Taraxacum* (Karahindiba) *Populus* (Kavak) *ve Pinus* (Çam) gibi bitkilerin çiçekleri parlak renklerden, özel kokulardan ve nektardan yoksundur; hatta pek çoğunun petalleri (taç yaprakları) bile yoktur ve eşeysel organları hava akımlarına serbestçe maruz kalacak şekildedir.

Görüldüğü gibi; çiçeklerin sahip olduğu özellikler, yalnızca doğanın hoşa giden güzellikleri değil, onlar **temel seleksiyon baskısına** cevap verecek şekilde evrimleşmiş önemli adaptasyonlardır. Burada cevaplanması gereken soru "çiçeklerin sahip olduğu bu adaptasyonlar polinatörlerin uyguladığı seleksiyon baskısı sonucu mu oluşmuş, yoksa polinatörlerin kazandığı adaptasyonlar çiçeklerin uyguladığı seleksiyon baskısı sonucu mu meydana gelmiştir?" Yoksa her ikisi de mümkün müdür? Bu soruların cevabını kendinizle veya arkadaşlarınızla tartışarak ulaşacağınız sonuca uygun bir terim geliştiriniz.

4.2.3. Davranış Adaptasyonları

Aynı tür'ün erkek ve dişi bireylerinin birbirlerini tanımada kur yapma ve çiftleşme davranışları çok önemlidir. Genellikle birçok hayvan türü kendine özgü kur yapma davranışına sahiptir ve bu özellikleri sayesinde başka türlerle melezlenme olasılıkları son derece düşüktür. Aynı türün erkek ve dişi bireylerinin birbirlerini tanımasında, sahip oldukları **görme, işitme** ve **koklama duyuları** son derecede önemli rol oynamaktadır.

Örneğin, yengeçler ve kuşlarda erkeklerin dişiyi etkilemek için sergilediği kur yapma şeklinin tanınmasında **görme duyusunun** (Şekil 4 – 3); yine kuşlar, böcekler ve kurbağalarda erkek bireylerin çeşitli frekanslarda çıkardığı sesin dişiler tarafından tanınmasında **işitme duyusunun**; özellikle kelebekler ve memelilerde dişi bireylerin salgıladığı ve genel olarak **feromenler** diye bilinen hormonların kokusunun erkekler tarafından alınmasında **koklama duyusunun** yeri çok önemlidir.

Hepsi doğal seleksiyon sonucunda kazanılmış birer adaptasyon olan bu özellikler, popülâsyondaki bütün bireyler tarafından doğuştan ezbere bilinir. Bu özelliklerin otomatik olarak ezbere bilinmesi, bir eşeye ait yavru bireylerin, büyüdüklerinde uygun eşleri kolaylıkla tanımalarını sağlar. Bu durum, uygun eşleri bulmak için boş yere koşup dolambaçlı yollardan onları tanımaya çalışarak gereksiz yere enerji harcamalarını engellediği için, adaptif değere sahiptir.

4.2.4. Savunma Adaptasyonları

Hayvanlar arasında çok çeşitli savunma mekanizmaları, yani kendilerini **predatörlerinden/** düşmanlarından koruma adaptasyonları gelişmiştir. Bunlar **kamuflaj, korkutucu renklenme** ve **mimikri**'dir.

4.2.4.1. Kamuflaj (Gizlenme)

Birçok hayvan; yaşadığı ortamın zemin rengine mükemmel bir benzerlik gösterirken bazıları hem yaşadıkları zeminle renk açısından benzerlik gösterir hem de şekil olarak habitatlarındaki yaprak ya da kuru dal gibi ölü objelere benzerler. Bu şekilde, bir hayvan grubunun renginin veya şeklinin, yaşadığı ortama göre gizlenme durumu göstermesi, **kriptik görünüş** ya da **kamuflaj olarak** isimlendirilir (Şekil 4 – 8).



Şekil 4 -8: Üzerinde bulunduğu yaprağın hem rengine ve hem de şekline benzerlik gösteren bir çekirgenin tam kamuflajı. (http./evrimi anlamak.org/evrimwiki)

Galapagos penguenleri ile sivrisinek balığı (*Gambusia partuelis*) arasındaki **predasyonu** (avcı - av ilişkisini) inceleyen Sumner isimli araştırmacı; belirli bir zaman süresi içerisinde, penguenlerin zeminle kontrast (renk farkı) gösteren balıkların % 70'ini yakalarken, zeminle benzer renge sahip balıkların sadece % 34'ünü yakalayabildiğini saptamıştır.

Benzer bir çalışmada, farklı zeminlerde değişik renklere sahip çekirgeler ile tavuklar, hindiler ve yerli kuşlar arasındaki predasyonu araştıran Isely, belirli bir zaman süresi içerisinde, kriptik renklenme göstermeyen çekirgelerin % 88'inin, kriptik renklenme gösteren çekirgelerin ise sadece % 40'ının bu kuşlar tarafından avlandığını belirlemiştir.

Kamufle edici renklenmeyle ilgili klasik çalışmalardan biri *Biston betularia* türü kelebeklerdeki **endüstriyel melanizm**'dir Kuşlar tarafından iştahla yenilen bu kelebeğin; doğada, gri-beyaz ve siyah renkli formlarının (Şekil 4–9) meydana gelme oranları hemen hemen eşittir. Sanayi devriminden (1848) önce, İngiltere'nin ormanlık bölgelerinde henüz çevre kirliliğinin olmadığı dönemlerde, popülâsyonun çok büyük bir oranını gri-beyaz renkli, çok daha düşük oranını ise siyah renkli kelebekler meydana getirmekteydi. 1895 yıllarına gelindiğinde, ormanların kirlenmesine paralel olarak, aynı popülâsyonda melanik (siyah) formların oranı % 98'e çıkmış, gri-beyaz renkli formların oranı % 2'ye kadar düşmüştür. Demek ki, temiz çevrede beyaz renkli, kömür isiyle kirlenmiş/kararmış çevrede

ise siyah renkli kelebekler kamufle olmuş; dolayısıyla, kuşlar tarafından görülemedikleri için avlanmaları büyük ölçüde engellenmiştir.

Bütün bu örnek çalışmalar, kriptik görünüşün ya da kamuflajın **adaptif değere** sahip olduğunu ve av olan hayvanların kendi predatörlerlerinden (avcılarından) saklanarak hayatta kalmalarına katkı sağladığını göstermektedir.



(a)



(b)

Şekil 4–9: Biston betularia türü kelebekte renk varyasyonu (a) gri-beyaz renkli form, (b) melanik renkli form. (http:en. Wikipedia org/wiki).

4.2.4.2. Aposematik Görünüş (Korkutucu Renklenme)

Kendi predatörleri için kötü bir tada, kötü kokuya, zehirli salgılara ya da zehirli bir iğneye sahip olan bazı hayvanlar, aynı zamanda, yaşadıkları ortamlarda kolaylıkla fark edilmelerine imkân veren

parlak renklere ve desenlere de sahiptir. Bu uyarıcı/ dikkat çekci görünüş **aposematik görünüş** olarak isimlendirilir (Şekil 4–10). Aposematik görünüşe sahip hayvanlar; predatörlerine karşı değil gizlenme, adeta meydan okuyan, sanki "gel de beni ye" dercesine bir davranış içerisindedirler. Aposematik görünüşlü bir hayvanla bir iki kez karşılaşıp onun kötü tadını alan ya da iğnesinin darbesini yiyen bir predatör, bir daha onunla ya da ona benzeyen başka bir av ile karşılaştığında onları kolayca tanır; bir anlamda onlardan korkması ve uzak durması gerektiğini öğrenir. Açıkçası, gösterişli renk ve desenlere sahip aposematik görünüşlü hayvanlar, kritik görünüşlü hayvanlara göre daha avantajlıdırlar.



Şekil 4 -10: Aposematik görünüşe sahip zehirli bir kurbağa.

Korkutucu/ uyarıcı renkler bazen öylesine etkilidir ki, bu çeşit renklere sahip böcekle bir veya iki kez karşılaşıp deneyim kazanmış bazı omurgalı predatörler, gösterişli renklere sahip bütün böceklerden –onlarla daha önce karşılaşmış olsun veya olmasın- uzak durular. Gerçekten, bir çalışması sırasında Carpenter, **insektivor** (böcek yiyen) bir maymuna çok sayıda farklı böcek türünü karışık olarak sunmuş; maymunun bunlardan kriptik renklenme gösterenlerin % 83'ünü aldığını, aposematik görünüşlü olanların ise yalnızca % 16'sını kabul ettiğini ve geriye kalan büyük bir çoğunluğunu – bunlarla daha önce hiç karşılaşmadığı halde – kabul etmediğini gözlemiştir.

Bu tür gözlemler, aposematik böceklerden uzak durmanın tamamen öğrenmeye bağlı bir olay olmadığını, bazı predatörlerin parlak renkli avlardan sakınma konusunda genetik bir eğilime sahip olduğunu da

göstermektedir. Bu tip predatörler, yiyemeyecekleri avların peşinden koşarak zaman ve enerji harcayan predatörlere göre daha üstün bir adaptif avantaja sahiptirler.

4.2.4.3. Mimikri (Taklitçilik)

Doğada, predatörleri için kötü bir tada, kötü kokuya, zehirli salgılara ya da zehirli bir iğneye sahip olmayan bazı türlerin, görünüş ya da davranış olarak aposematik türlere çok yakın bir şekilde benzedikleri saptanmıştır; bu türler, bir anlamda predatörleri için bazı kötü özelliklere sahip olan türü taklit etmektedirler ki, bu olay **mimikri** olarak bilinir. Predatörler, bu taklitçileri taklit edilenlerden ayırt edemedikleri için onlardan da uzak dururlar; dolayısıyla, mimikri adaptif bir değere sahiptir. Yanıltma esasına dayanan bu tarz mimikriye **Batesian Mimikri** adı verilmektedir (Şekil 4 - 11).



Şekil 4 - 11: Zehirli mercan yılanını taklit eden zehirsiz kral yılan.(*http./evrimi anlamak.org/evrimwiki)*

Bazı hayvan türlerinde, bir birleriyle hiçbir akrabalığı olmayan farklı iki türün her biri kendilerine özgü kötü koku, kötü tat ya da zehirli maddelere sahip oldukları gibi şekil, renk ya da davranış olarak da birbirlerine benzerler. Dolayısıyla bu çeşit mimikride, farklı türlerin her biri diğerine karşı hem taklitçi ve hem de taklit edilendir ki, bu tarz mimikriye **Müllerian Mimikri** denilmektedir. Örneğin, *Danaus plexippus* (Kral kelebek) sahip olduğu zehiri, üzerinde tırtıllarının beslendiği bir çeşit sütleğen bitkisinden alırken, akraba olmayan *Limenitis archippus* türü kelebek, tadı hoş olmayan bir kimyasal maddeyi kendisi sentezler. Bu iki farklı türden her hangi biriyle bir

kez karşılaşan kuşlar, her ikisinden de uzak dururlar. Dolayısıyla, Müllerian mimikri, türlerin her ikisinin de predatörlerinden korunmasına hizmet ettiği için adaptif değere sahiptir. Müllerian mimikri, bu iki farklı türün predatörlerinin, türlerden birinin tehlikeli olduğunu öğrendikten sonra diğerinin peşinden boş yere koşup (boş yere enerji harcayıp), onu da ayrıca tanımasına gerek bırakmadığı için, avcı açısında da adaptif değere sahiptir.

Müllerian mimikrinin selektif avantajı yaban arıları, bal arıları ve zehirli mercan yılanları (*Micurus corallinus*) gibi, akraba olmayan birçok tür'ün benzer renk ve desenlere sahip olmalarını da açıklar. Şöyle ki, eğer belirli renk ve desenlere sahip olan avlardan uzak durma yeteneği genetik bir temele dayanıyorsa, av olan hayvanlar arasındaki benzerlik predatörlerin avı tanıma mekanizmalarının güçlendirilmesi yönünde hızlı bir seleksiyona yol açmış olabilir. Bazı predatörlerin mercan yılanlarını doğuştan tanıma yeteneğinde olduğunu gösteren bazı kanıtlar vardır.

4.2.4.4. Simbiyotik Adaptasyonlar

Farklı iki türün karşılıklı yarar esasına dayalı olarak birlikte yaşamaları olayı olan **simbiyosis**'in, canlılar dünyasında dört ayrı şekline rastlanılmaktadır (Tablo 4-1).

Tablo 4–1: Çeşitli Simbiyotik İlişkiler

Simbiyotik İlişki	A-türü	B-ürürü
Kommensalizm	+	0
Mutualizm	+	+
Parasitizm	+	-
Enslavementizm	+	-

Simbiyotik ilişkilerin birincisi, birlikte yaşayan iki ayrı türden birinin diğerinden yararlanmasına karşılık, diğerinin birinciden herhangi bir yarar sağlayamaması (ya da çok az yarar sağlaması) durumunu ifade eden **kommensalizm**; ikincisi, birlikte yaşayan iki ayrı türün birbirlerinden karşılıklı olarak yararlanması durumunu ifade eden **mutualizm**; üçüncüsü, birlikte yaşayan iki ayrı türden birinin diğerinden yarar sağlarken diğerinin zarar görmesi durumunu ifade eden **parasitizm**; dördüncüsü de, birlikte yaşayan iki ayrı türden birinin diğerini esir alması anlamına gelen **enslavementizm**'dir.

4.2.4.4.1. Kommensalizm

Tropik ormanlarda, parazit olmadıkları halde kendilerinden daha büyük başka bitkilerin dalları ve gövdeleri üzerinde yaşayan ve **epifitler** olarak isimlendirilen bazı küçük bitkiler, konukçu bitkiyi sadece tutunmak için kullanır fakat ondan beslenmek için yararlanmaz. Görünüşte, epifitlerin yüksek konukçu bitkilere herhangi bir zararları olmadığı için bu bir **kommensalist** ilişkidir. Kuşların ağaçlar üzerine yuva yapmaları ve bu yuvalarda yumurtlamaları, çıkan yavrularını yine burada besleyerek büyütmeleri de bir başka kommensalizm örneğidir.

Birçok balığın yakınına dahi yaklaşamadığı, deniz anemonlarının zehirli tentakülleri arasında rahatlıkla dolaşan bazı balık türleri, anemonu hem sığınak olarak kullanmakta ve hem de nadiren onun besinlerini çalmaktadır. Bu tarz kommensal ilişkide, balık avantajlı iken, anemonun herhangi bir avantajı yoktur.

4.2.4.4.2. Mutualizm

Bir termit (beyaz, kanatlı karınca) türü ile onun bağırsağında yaşayan ve selülozun sindirilmesini sağlayan mikroorganizmalar arasındaki ilişki; ayrıca, insan ile insan bağırsağında yaşayan ve **K-vitamini** sentezini gerçekleştire bakteriler arasındaki ilişki, gerçek anlamda karşılıklı yarar esasına dayanması nedeniyle birer **mutualistik** ilişkidir.

Tek bir organizma olarak görülen fakat aslında bir mantar (fungus) ile bir alg'in (veya siyanobakterinin) ortak yaşamasından ibaret olan *Likenler;* mantarın çeperinin alg için gerekli olan suyu muhafaza etmesi, alg'in ise fotosentezi gerçekleştirerek mantar için gerekli besin maddelerini sentezlemesi nedeniyle, gerçek bir mutualizm örneğidir. Dolayısıyla, mutualistik ilişkide, her iki canlı türü de avantaj sağlamaktadır.

4.2.4.4.3. Parasitizm

Parasitizm ile kommensalizm ve hatta parasitizm ile mutualizm arasında kesin sınırlar olmadığı gibi, parasitizm ile predasyon arasında da kesin bir sınır yoktur. Örneğin, sivrisinekler ile bitlerin her ikisi de memelilerin kanını emerek beslenir fakat bunlardan yalnızca bitler parazit olarak isimlendirilir. Öte yandan, tilkiler ve bağırsak kurtlarının her ikisi de tavşanlara saldırır fakat tilkilere

predatör, barsak kurtları parazit denilir. Bu ikinci örnekte, tilkilerin avını hızlı bir şekilde yiyip oradan uzaklaştığı, barsak kurtlarının ise yaşamlarının büyük bir kısmını tavşanın vücudu içerisinde geçirdiği ve besinlerini tüketerek ona zarar verdiği göz önüne alınırsa; bunlardan tilkilerin **predatör**, bağırsak kurtlarının **parazit** olduklarını söylemek yanlış olmaz. Verilen bu örneklerde bitler **dış parazit**, barsak kurtları ise **iç parazit** olarak isimlendirilirler. Bu tür ilişkilerde parazitler ve predatörler avantajlı, konukçular ise dezavantajlıdır.

Parazitler evrimleşirken konukçu da evrimleşir; böylece, parazitin yapacağı tahribata karşı daha etkili savunma mekanizmalarının evriminden yana işleyen kuvvetli bir seleksiyon baskısı ortaya çıkar. Parazit ile konukçusu arasında karşılıklı olarak süren bu ilişki, **red queen hipotezi**'nin özünü oluşturur. Savunma sistemleri daha üstün olan konukçu bireyler, hayatta kalma ve üreme başarısı açısından daha avantajlı olacaklardır. Buna karşılık, konukçunun savunma engellerini aşmalarını sağlayacak başarılı mekanizmalara sahip parazitler ise en avantajlı bireyler olacaktır.

4.2.4.4.4. Enslavementizm

Bir türe ait bireylerin, diğer bir türün bireylerini kendi amacı doğrultusunda kullandığında ortaya çıkan durum **enslavementizm** (esir alma) olarak isimlendirilir. Bu durum bazen çok net olarak görülür. Örneğin, bazı karınca türleri diğer karınca türlerinin işçi bireylerini esir alır; bunu, ya işçi bireylerin çıkacağı pupaları kendi yuvalarına taşıyarak ya da saldırılan koloninin kraliçesini öldürüp buraya kendi kraliçelerini yerleştirerek gerçekleştirirler. Bazı likenlerde algler esir edilmiştir ve buradan bir daha kurtulma şansları yoktur. Mitokondriyum ve kloroplastlar da, bir milyar yıl önce ökaryotik hücreler tarafından esir alınmış aerobik ve fotosentetik bakterilerdir. Diğer bazı örnekler ise parasitizm ve predasyon olayları içerisinde görülebilmektedir.

4.3. DOĞAL SELEKSİYON ADAPTİF TASARIM VE MORAL EĞERLER

Yukarıda ele alınan adaptasyon modellerinden pek çoğunun kompleks olması; büyüme, beslenme, tozlaşma ve savunma fonksiyonlarını gerçekleştirerek canlının hayatta kalmasını ve üremeseni sağlaması, sanki onların önceden tasarlanmış oldukları izlenimini vermektedir. Geçmişte, **adaptif tasarımın**, yalnızca doğaüstü akıllı bir tasarımcı (intelligent designer) tarafından gerçekleştirilebileceği görüşü uzun yıllar boyu kabul görmüş ve hatta günümüzde de bazıları tarafından savunulmaya devam etmektedir.

Oysa ki, doğaüstü olaylar bilimsel yöntemlerle açıklanamayacağı için bilimin konusu olamamış, sadece inanç olarak kalmıştır.

Akıllı tasarımın alternatifi olan doğal seleksiyon ise, canlılığın her konusunun bilimin sahasına dâhil edilerek araştırılmasını olanaklı kılar. Daha önce de belirtildiği gibi, doğal seleksiyonun belirli bir hedefi ya da amacı bulunmamaktadır. Gerçekten, "gelecekte büyük kanyonlar meydana gelecektir, bu amaçla günümüzde daha fazla erozyon meydana gelsin" demek ne kadar anlamsız ise, "gelecekte koşullar değişecektir (gerçekten değişecek midir, değişirse hangi yönde ve ne derece değişecektir?), canlılar da bu amaçla uygun yapılar geliştirsin" demek de o kadar anlamsızdır. Eğer böyle bir şey mümkün olsaydı, hiçbir canlının değişen çevresel koşullar karşısında doğal seleksiyondan etkilenmemesi (elenmemesi), hatta birçoğunun neslinin tükenmemesi(ortadan kakmamış olması) gerekirdi. Oysaki doğal seleksiyon ve adaptasyon, bunun aksini kanıtlayan sayısız örnek sunmaktadır. Gerek yer kürede ve gerekse canlılar dünyasında, gelecekte ne gibi değişikliklerin meydana geleceği konusunda bugünden bir tahminde bulunmanın olanaksız olması nedeniyle; daha doğrusu, gelecek, şu andaki maddesel olaylara sebep olamayacağı için, "**hedef**" ya da "**amaç**" kavramlarının, biyoloji başta olmak üzere hiçbir doğal bilimde herhangi bir anlamı yoktur.

Modern biyoloji organizmaların gelişimini, fizyolojisini ve davranışını, programlanmış genetiksel talimatlar ile çevresel koşullar arasındaki karşılıklı ilişkiler nedeniyle meydana gelen ve tamamen mekanik şekilde işleyen süreçlerin sonucu olarak görür. Doğal seleksiyon ise, kısaca, üreme başarısı açısından organizmalar ya da genler arasındaki farklılığın adıdır. Nasıl ki rüzgârın esmesi, erozyonun olması veya **entropi** birer doğa olayı ise, doğal seleksiyon da bir doğa olayıdır. Bu nedenle, doğal seleksiyon ahlak ya da ahlaksızlık, haklılık ya da haksızlık, merhamet ya da merhametsizlik gibi sıfatlarla nitelenemez. Aslında, insan bir yana bırakılacak olursa, yani insansız bir dünyada, sayılan bu moral kavramların ne bir anlamı ne de yeri vardır.

Tüm bunlara karşın, ne yazık ki, evrim teorisi geçmişte **Sosyal Darwinizm** adı altında kötü amaçlarla kullanılmıştır. Örneğin, insan ırkının ıslahı girişimlerini, ırkçılığı, hatta Nazizm gibi bazı totaliter rejimleri haklı göstermek için kullanıldığı gibi; güçlüler hayatta kalır, zayıflar elenir ilkesinden yola çıkan bazı ekonomistler de hiçbir kural tanımayan, "bırakınız yapsınlar, bırakınız geçsinler" şeklinde ifadesini bulan vahşi rekabete dayalı bir ekonomi modeli yaratma yoluna gitmişlerdir.

5.BÖLÜM

YENİ TÜRLERİN MEYDANA GELMESİ

Önceki bölümlerde, popülâsyonun zamanla nasıl değiştiği tartışılmıştır. Eğer bir popülasyon, çeşitli fiziksel ya da biyolojik engeller tarafından iki veya daha fazla alt popülasyona ayrılacak olursa, zamanla her alt popülasyon **farklı mutasyon** ve **farklı seleksiyon baskılarına** maruz kalacağı için, giderek birbirlerinden farklılaşacak ve farklı türler haline geçecektir.

5.1. TÜRLEŞME SÜRECİ

Türleşme süreci, popülasyonların evrimi ile farklı taksonomik grupların ortaya çıkışı arasındaki süreçtir; başka bir ifade ile, **mikroevrim** ile **makroevrim** arasındaki süreçtir. **Türleşme** ise, genetik bakımdan homojen olan bir popülâsyonun iki ya da daha fazla popülasyona ayrılması ve meydana gelen bu yeni popülasyonların genetik farklılaşma ve üreme izolasyonuna maruz kalması sonucu meydana gelen bir olayıdır. Türleşmede esas olan, aynı gen havuzunu paylaşan bir popülâsyonun iki ayrı gen havuzuna bölünmesi ve bunlar arasındaki gen akışı olanaklarının ortadan kalkmasıdır. Aralarında gen akışı engellenen iki alt popülasyon, farklı mutasyon ve

farklı seleksiyon baskılarına maruz kalacağı için, sonuçta iki ayrı türe dönüşecektir.

5.2. TÜRLEŞME MEKANİZMALARI

Doğada çeşitli **türleşme mekanizmaları** işlemektedir. Bunların başlıcaları **allopatrik türleşme, simpatrik türleşme** ve **poliplodi yoluyla türleşme**'dir.

5.2.1. ALLOPATRİK TÜRLEŞME

Türleşmenin en klasik mekanizması, ilk kez 1868 yılında M. Wagner tarafından ortaya atılmış olan **allopatrik/ coğrafik** türleşmedir. Wagner'e göre, popülâsyonların göller, nehirler, dağlar ve hatta denizler ve çöller gibi coğrafik engeller tarafından fiziksel olarak izole edilmesi, türleşmenin ilk adımı olan **gen akışının kesilmesine** sebep olmaktadır. Örneğin, dağlık alanlar yalnızca ovalık bölgelerde yaşayabilen, çöller nemli ortamlarda yaşayabilen, bir vadi dağ yamaçlarında yaşayabilen, okyanus ve buzullar ise karalarda yaşayan canlılar için birer coğrafik engeldir. Coğrafik olarak izole olan alt popülâsyonların bireyleri; yeni çevresel koşullarda birbirlerinden farklı genetik değişimlere maruz kalacak ve sahip oldukları özellikleri açısından, zamanla birbirlerinden öylesine uzaklaşacaklardır ki, sonunda iki ayrı türe dönüşeceklerdir. **Divergent türleşme** olarak da isimlendirilen allopatrik türleşmede, **coğrafik ve üreme izolasyonları** önemli rol oynamaktadır.

5.2.1.1. Coğrafik İzolasyon

Tür tanımın üreme izolasyonuna dayanılarak yapılması nedeniyle, divergent türleşmenin temel problemi, "başlangıçta ortak bir gen havuzunu paylaşan popülâsyonun tamamen farklı iki gen havuzuna nasıl dönüşebildiğinin açıklanmasıdır".

Genellikle, türleşme olayının başlatıcı faktörü, popülâsyonlar arası gen akışının engellenmesinde önemli bir basamak olan coğrafik ayrılmadır. Örneğin, daha önce ana karaya bağlı bir yarım adanın, çeşitli jeolojik olaylar nedeniyle ana kara ile ilişkisi kesilip ayrı bir ada haline geçmesiyle, çeşitli canlıların yer aldığı popülasyon iki ayrı popülasyona ayrılmış olur. Böylece, bir birlerinden izole olmuş iki alt popülasyon, ayrı gruplar halinde kalmaları nedeniyle **allopatrik**

olarak isimlendirilir. Aralarında gen akışının kesilmesiyle birbirlerinden ayrı kalan alt popülâsyonların, birbirlerinden tamamen farklı koşullar altında farklı mutasyon ve farklı seleksiyon baskılarına maruz kalma olasılığı oldukça yüksektir. Bu süreçte, alt popülâsyonlar arasındaki üreme izolasyonu ilk önce coğrafik engellerle sağlanmakla beraber, bu popülâsyonların bireyleri, potansiyel olarak hala birbirleriyle çaprazlanabilecek özelliğe sahiptirler. Ancak, zamanla genetik olarak öylesine farklılaşacaklardır ki, aralarındaki engeller ortadan kalkıp tekrar bir araya gelseler bile, aralarında artık etkin bir gen akışı mümkün olmayacaktır.

Anlaşılacağı üzere, coğrafik olarak ayrılan alt popülâsyonların, genetik bakımdan birbirlerinden farklılaşmasında üç önemli faktör rol oynamaktadır. Bunların birincisi, daha başlangıçta iki alt popülâsyonun farklı alel frekanslarına sahip olmalarına yol açan **şans**'tır. İkincisi, birbirlerinden ayrılmış alt popülasyonların **farklı mutasyonlara** maruz kalmalarıdır. Üçüncüsü ise, farklı sahalarda yer almaları nedeniyle, birbirlerinden ayrılmış alt popülâsyonların tamamen **farklı seleksiyon baskılarına** uğramalarıdır.

5.2.1.2. Üreme İzolasyonu

Alt popülasyonlar arasında gen akışını engelleyen başlangıç faktörü genellikle harici (coğrafik) olmakla beraber, söz konusu popülasyonlar zamanla bazı **dahili izolasyon** mekanizmalarının gelişimini başlatacak farklılaşmaları da biriktirirler; bu farklılaşmalar **morfolojik, fizyolojik, kromozomal uygunluk** ve **davranış** gibi biyolojik özellikleri kapsar. Canlılar arasında çeşitli üreme izolasyonu engelleri (Tablo 5–1) bulunmaktadır.

Tablo 5 – 1: Başlıca üreme izolasyonu engelleri

I. ÇİFTLEŞME ÖNCESİ ENGELLER
A.Ekolojik İzolasyon
a) Zamana Bağlı İzolasyon
b) Habitat İzolasyonu
B. Çiftleşme Potansiyelindeki Bireylerin Çiftleşememesi.
a)Davranışsal (eşeysel) İzolasyon
b)Polinatör İzolasyonu
II. ÇİFTLEŞME SONRASI (PREZİGOTİK) ENGELLER
A. Mekanik İzolasyon
B. Çiftleşme Davranışı İzolasyonu
C. Gametik İzolasyon
III. POSTZİGOTİK ENGELLER
A. Harici Postzigotik Engeller
a) Ekolojik Yaşayamazlık
b) Davranışsal Kısırlık
B. Dâhili Postzigotik Engeller
a) Hibridlerin Yaşayamaması
b) Hibridlerin Kısır Olması

5.2.1.2.1. Çiftleşme Öncesi Engelleri

Bir popülasyondaki erkek bireylerin gametlerinin diğer popülasyonun dişi bireylerine transferini engelleyen mekanizmalardır.

5.2.1.2.1.1.Ekolojik İzolasyon

Simpatrik popülâsyonlarda, bireylerin üreme dönemlerinde birbirleriyle karşılaşamamaları nedeniyle çiftleşememeleridir. **Zamana Bağlı İzolasyon** ve **Habitat İzolasyonu** olmak üzere iki şekilde işler.

5.2.1.2.1.1.1. Zamana Bağlı İzolasyon

Bireylerin yılın farklı mevsimlerde veya günün farklı saatlerinde çiftleşmeleri nedeniyle, aralarında gen akışının olamamasıdır. Örneğin, başlangıçta aynı türün üyeleri iken bu türün iki alt popülasyona ayrılmasıyla farklılaşan, dolayısıyla yakın akraba olan iki çayır çekirgesi türü (*Gryllus pensilvanicus* ve *Gryllus veletis*) Birleşik Devletlerin Kuzey Doğusunda yaşamaktadır. Bu türlerin birincisi yılın ilk yağmurları yağarken üreme yaşına ulaşırken, ikincisi ancak ilkbaharda üreme yaşına ulaşır. Üreme mevsimlerinin farklı olması, bu iki yakın türün dişi ve erkek bireylerinin çiftleşmesini engeller; açıkçası. bunlar arasında gen akışı gerçekleşmez.

Benzer şekilde, yakın akraba iki çam türü olan *Pinus radiata* ve *Pinus muricata*, Kalifornia'nın bazı bölgelerinde simpatriktir ve aynı zamanda birbirleriyle çaprazlanabilme özelliğindedir. Ancak, *P. radiata*'nın çiçekleri Şubat ayının başlarında olgunlaşıp polenleri etrafa saçılırken, *P. muricata'nın* çiçekleri ancak Nisan ayında olgulaşmaktadır. Bu nedenle doğal koşullarda, bu iki yakın akraba çam türü arasında çaprazlanma, hemen hemen mümkün olmamaktadır.

5.2.1.2.1.1.2 Habitat İzolasyonu

Popülâsyonunu oluşturan bireylerinin aynı bölgede yaşamalarına karşın, çiftleşmek için farklı habitatları tercih etmeleridir. Daha açık bir ifadeyle, iki simpatrik popülâsyonun bireyleri kendi genel sahaları içerisinde farklı habitatları paylaştıkları zaman, her popülâsyonun üyeleri diğer popülasyonun üyelerinden çok kendi popülasyonun üyeleriyle karşılaşacak ve onlarla çaprazlanacaktır. Böylece, farklı habitatlar için genetik olarak saptanmış kendi tercihleri, iki gen havuzunu ayrı tutmaya yardım edecektir. Örneğin, herbivor iki kın kanatlı böcekten *Henosepilachna nipponica*, *Cirsium* bitkisi üzerinde, *H. yasutomii* ise *Caulophyllum* bitkisi üzerinde beslenir; bu iki böcek türünün erkek ve dişilerinin yalnızca beslendikleri bitkiler üzerinde çiftleşmeleri nedeniyle, aynı zamanda, onlar arasında gen akışı da engellenmiş olmaktadır.

Bu gibi habitat izolasyonunun başka örnekleri de bilinmektedir. Başlangıçta aynı türün üyeleri iken bu türün iki alt popülâsyona ayrılmasıyla farklılaşan, dolayısıyla yakın akraba olan iki kurbağa türü (*Bufo americanus ve Bufo woodhousei*) birbirleriyle çaprazlanabilme özelliğindedir. Bu iki türün yaşama alanlarının çakıştığı bölgelerde,

çiftleşmek için *Bufo americanus* sığ yağmur suyu birikintilerini tercih ederken, *Bufo woodhouse* sakin akarsuları tercih etmektedir. Dolayısıyla, bu iki popülasyon arasında gen akışı gerçekleşmemektedir.

Benzer şekilde, ikisi de Odonata takımının türleri olan *Progomphus obscurus* türü ile *P. alachuensis*'in yaşam alanlarının çakıştığı sahalarda, çiftleşmek için P. *obscurus* nehir ve akarsulara çekilirken, *P. alachuensis* göllerde çiftleşmektedir.

5.2.1.2.1.2. Çiftleşme Potansiyeline Sahip Bireylerin Çaprazlanamaması

Çiftleşebilme potansiyeline sahip olmalarına rağmen, karşılaştıklarında çiftleşmeyen bireylerin izolasyonudur. **Davranışsal** (Eşeysel) **İzolasyon** ve **Polinatör İzolasyonu** olmak üzere iki çeşidi vardır.

5.2.1.2.1.2. 1. Davranışsal (Eşeysel) İzolasyon

Hayvanlar arasında, eşeysel izolasyon olarak da ifade edilen davranış izolasyonu, simpatrik türler arasında gen akışını engelleyen önemli faktörlerden bir tanesidir. Birbirleriyle sık sık karşılaşmalarına karşın, simpatrik türlere ait bireylerin çiftleşememeleri, **kur yapma** ve **çiftleşme davranışlarının** farklı olması nedeniyle, birbirlerini tanıyamamalarından kaynaklanmaktadır. Aslında, bir türün herhangi bir bireyinin çiftleşeceği spesifik eşini tanıması eşler arası bazı **sinyallere** ve **tepkilere** bağlı olup genellikle erkek bireyler, uygun olmayan, yani yabancı sinyallere cevap vermemektedir.

Memeliler ve böcekler gibi birçok hayvanda eşeysel izolasyon, genel olarak **feromonlar** diye isimlendirilen kimyasal çiftleşme sinyallerindeki farklılığa dayanmaktadır. Öte yandan, pek çok kuş, balık ve sıçrayan örümceklerde **visual** (görmeyle ilgili) **sinyaller** kullanılır; bazen bu sinyallere **akustik** (sesle ilgili) veya **kimyasal sinyaller** eşlik eder. Bütün bu sinyallere bağlı olarak karmaşık **kur yapma davranışları** ortaya çıkar.

Türlerin birbirlerini tanımasında görmeyle ilgili (visual) sinyallerin oynadığı rolün ilginç bir örneği J. Crane tarafından keşfedilmiştir. Crane, Panama'da küçük bir plajda aktif olarak kur yapan *Uca* cinsi yengecin 12 ayrı türünün davranışlarını gözlemiştir. Her tür kendine özgü karakteristik bir görünüşe sahip olup bu karakteristik özellikler arasında el gibi kullanılan iri keliped, yukarı doğru yükseltilerek caka

satan bir vücut ve yuva etrafında yapılan çeşitli dans gösterileri sayılabilir. Crane, aynı türün erkek ve dişi bireylerinin bu tür davranışlarla birbirlerini tanıdıklarını fakat diğer bir türün davranışlarına herhangi bir tepki vermediklerini kesin bir şekilde saptamıştır. Benzer şekilde, birçok kuş türünde, erkek bireylerin çiftleşme öncesi parlak tüylerini kabartarak ve kanatlarını açarak (Tavus kuşunda ve horozlarda olduğu gibi) dişinin etrafında yaptığı dans gösterileri de visual sinyallerdendir.

Öte yandan, böcekler ve kuşlar arasında işitmeyle ilgili (akustik) sinyaller de, türlerin birbirlerini tanımalarında son derece önemli olup birbirlerine yakın akraba türler arasındaki çiftleşmelerin engellenmesinde başarılı bir mekanizma olarak iş görmektedir. Örneğin, üç ayrı morfolojik özellikleriyle birbirlerinden ayırt edilebilen Hymenoptera (Zar kanatlılar) takımından *Chrysoperla* türlerinde, erkek ve dişi bireyler karşılıklı olarak ötüşmek suretiyle bir düet yaparlar; bu düet genellikle erkek tarafından başlatılır ve ses düşük bir frekansta abdomenin titreştirilmesiyle çıkarılır. Dişi erkeğe dönüp şarkı söylemedikçe (ötmedikçe) çiftleşme gerçekleşmez. Söz konusu türler çok farklı tonlarda ses çıkarırlar ve dişiler yalnızca ait oldukları türün erkeğinin şarkılarını tanır ve ona cevap verir. Hatta onlar hibridler tarafından meydana getirilen sesleri bile ayırt edebilirler. Böylece, farklı türler arasında gen akışı engellenmiş olur.

5.2.1.2.1.2. 2. Polinatör İzolasyonu

Bitki popülasyonlarında, özellikle böcekler aracılığıyla tozlaşan bitkilerde çok önemli bir izolasyon mekanizması **polinatör izolasyonu**'dur. Polenler farklı **polinatörler** (tozlayıcılar) veya polinatörün farklı vücut parçaları tarafından taşınır. Polinatör hayvanlar çiçeklerin renk, şekil ve kokularından etkilenir ve onlara yönelir. Örneğin, *Mimulus* cinsinin diğer üyeleri gibi, *Mimulus lewisii* (maymun çiçeği) türü bitkininin çiçekleri de geniş taç yapraklı olup taç yaprakların kenarları sarı tüylerle donatılmıştır; söz konusu sarı tüyler, muhtemelen arıların nektara doğru yönlendirilmesinde rol oynamaktadır. Bu türün yakın akrabası olan *Mimulus cardinalis* bitkisinin çiçeklerinin taç yaprakları kırmızı renkli, dar ve tüp benzeri yapıda olup sinekkuşları (*Trochilus*) tarafından tozlanabilmektedir.

Öte yandan, iki ayrı ada çayı türü olan *Salvia mellifera*'nın çiçeklerinin nispeten küçük arılarla tozlanabilecek, *Salvia apiana*'nın çiçeklerinin ise daha büyük arılar tarafından tozlanabilecek yapıda olması

nedeniyle, bu iki yakın akraba bitki türü arasında gen akışı gerçekleşmemektedir.

Bazı bitki türlerinde ise, polen taneleri polinatörün vücudunun farklı kısımlarına yapışarak taşınmaktadır. Örneğin, İsveç orkidelerinden *Platanthera bifolia* ile *P. chlorantha* türleri, polen yığınları arasındaki mesafe bakımından birbirlerinden farklıdır; *Platanthera bifolia*'nın polen yığınları kelebeklerin hortumu üzerine yapışırken, *P. chlorantha*'nın polen yığınları kelebeklerin gözlerine yapışmaktadır.

5.2.1.2.2. Çiftleşme Sonrası (Prezigotik) Engeller

Çiftleşmenin ya da gamet transferinin gerçekleşmesine karşın, zigotun oluşumunu engelleyen mekanizmalardır. Birçok böcek grubunda ve diğer bazı taksonlarda akraba türlerin genital organları morfolojik bakımdan farklılık göstermekte olup her türün erkek bireylerinin genital organı yalnızca kendi türünün dişi bireylerinin genital organına uygun yapıdadır.

5.2.1.2.2.1 Mekanik İzolasyon

Çiftleşmenin olmasına karşın, üreme organlarının mekanik olarak uyumlu olmaması nedeniyle, erkeğin gametlerinin dişiye aktarılamamasıdır. Örneğin, yakın akraba iki tür arasında yapısal farklılıklar, bir türün erkeği ile diğer türün dişisi arasında çaprazlanmayı fiziksel olarak olanaksız kılıyorsa, bu iki popülasyon arasında gen akışı olmayacaktır.

5.2.1.2.2.2. Çiftleşme Davranışı İzolasyonu

Kopulasyon/çiftleşme sırasındaki davranış farklılığı veya genital organların uygun şekilde uyarılamaması nedeniyle, döllenmenin başarılamamasıdır. Erkek genital organının uygun bir stimulus sağlayamaması durumunda, dişinin çiftleşmeyi sona erdirdiğine ilişkin pek çok kanıt vardır.

5.2.1.2.2.3. Gametik İzolasyon

Gametlerin uygun şekilde transfer edilememesi, yapısal uyumsuzluk veya gametler arası rekabete bağlı olarak döllenmenin başarılamamasıdır. Eğer farklı iki hayvan türünün bireyleri arasında

çiftleşme ya da iki bitki türünün bireyleri arasında tozlaşma gerçekleşse bile, fertilizasyon (döllenme) olmaz. Örneğin, farklı iki tütün bitkisi arasında tozlaşmanın gerçekleştiği 68 interspesifik kombinasyon bilinmektedir; ancak, bunların hiçbirinde polen nükleusu, yumurtalıkta yer alan yumurta nükleusuna kadar çimlenip ulaşma kapasitesine sahip değildir. Dolayısıyla, tozlaşma olmasına karşın döllenme gerçekleşmemektedir; yani, iki tür arasında gen akışı engellenmiş olmaktadır.

Öte yandan, *Drosophila virilis* ile *Drosophila americana* arasında çiftleşme olduğunda, erkeğin sperm hücresi, dişinin üreme kanalında antijenik reaksiyonlara sebep olmakta ve bu nedenle de hareket etme olanağı ortadan kalkmaktadır. Açıkçası, erkeğin gametleri yumurtaya ulaşmadan önce öldürülmektedirler.

Gametik izolasyon, **dış döllenmenin** görüldüğü birçok deniz omurgasız türü açısından daha da önemli görülmektedir. Bilindiği gibi, sperm ve yumurta hücreleri, bu hücreleri veren hayvanların yaşadıkları suyun içerisine bırakılmakta ve sperm hücresinin yumurtanın zarına yapışıp yapışamaması, hatta onun yumurtanın içerisine girip girememesi hücre yüzeyi proteinleriyle belirlenmektedir. Dolayısıyla bu proteinlerde meydana gelecek herhangi bir değişiklik, örneğin amino asit değişikliği gibi, gametik izolasyonla sonuçlanmaktadır.

5.2.1.2.3. Postzigotik Engeller

Hibrit zigotlar meydana gelmekle beraber, bunların sağlıklı gelişim gösterememeleridir. Bu tür engeller, hibrit zigotların yaşama şansını azaltan ya da üreme oranlarını düşüren mekanizmaları içermektedir. Etkilerinin çevresel koşullara bağlı olup olmamasına göre söz konusu mekanizmalar, harici ya da dâhili olabilir. Bu mekanizmalar, hibritlerin, ebeveyn popülâsyonunun bireyleri ile geri çaprazlanmasını engellediği için onlar arasında gen akışı da engellenmiş olmaktadır.

5.2.1.2.3.1.Harici Postzigotik Engeller

Hibridlerin sağlığının çevresel koşullara bağlı olması durumudur.

5.2.1.2.3.1.1.Ekolojik Yaşayamazlık

Hibridlerin, ebeveyn türün bireyleriyle eşit şekilde rekabet edebilecekleri ekolojik niş'e sahip olmamalarıdır.

5.2.1.2.3.1.2.Davranışsal Kısırlık

Hibridlerin, çiftleşecekleri eşlerini elde etme açısından, ebeveyn türün bireyleri kadar başarılı olamamaları durumudur.

5.2.1.2.3.2. Dâhili Postzigotik Engeller

Nispeten çevresel koşullardan bağımsız olan problemleri nedeniyle, hibridlerin yeterince sağlıklı olmamaları durumudur.

5.2.1.2.3.2.1. Hibridlerin Yaşayamaması

Ortaya çıkan gelişimsel problemler nedeniyle, hayatta kalma yeteneğinin azalmasıdır. Hibridler, çoğunlukla uygun bir çevreye düşmemeleri nedeniyle, daha embriyonik dönemde iken ölmektedirler.

5.2.1.2.3.2.2. Hibridlerin Kısır Oluşu ve Selektif Eleminasyonu

Hibridlik, canlıların fertil gamet meydana getirememeleri durumudur. Birçok hibridin fertilitesinin azalmış olması, dâhili bir engel olup özellikle çaprazlanan bireylerin kromozomları arasındaki sayısal farklılıklardan kaynaklanmaktadır. Kromozomlar arası sayısal farklılıklar ise, mayoz bölünme sırasında kromozomların gametlere dengesiz şekilde dağılmasına veya iki ebeveynden gelen genler arasında farklılıkların ortaya çıkmasına sebep olur ki, her iki durumda da fertilite azalır.

Hibrit kısırlığının en iyi bilinen örneklerinden bir tanesi, dişi at ile erkek eşeğin çaprazlanmasıyla meydana gelen **katır'**dır. Katır, her iki ebeveyne göre bazı yapısal üstünlüklere sahip olmakla beraber, fertil gamet üretemedikleri için kısırdır. Dolayısıyla doğada ne kadar katır meydana gelirse gelsin, at ve eşeklerin gen havuzları ayrı kalır. Benzeri bir durum, kısır zebroidleri veren at ve zebra melezlemeleri için de geçerlidir.

Hibritlerin kısır oluşu ya da yaşayamamaları yalnızca F_1 bireyleriyle sınırlı olmayıp, F_2 neslinde ve yavru bireylerle yapılan geri çaprazlamalar sırasında da görülür. Bu olay, iki türün arasında veya aynı türün farklı coğrafik popülâsyonları arasında yapılan çaprazlamalar sırasında da gözlenmiştir; bu durum adaptasyon olayında **F_2 kırılması** olarak ifade edilmektedir. Örneğin, Amerika Birleşik Devletlerinin Kaliforniya ve Utah gibi farklı coğrafik bölgelerinden toplanan *Drosophila pseudoobscura* türünün bireyleri arasında yapılan çaprazlamalar sonucu meydana gelen larvaların (F_1) hayatta kalma (yaşama) süresi, iki saf popülâsyonda meydana gelen larvaların (F_2) hayatta kalma süresinden daha düşük çıkmıştır.

Doğada, allopatrik türleşme yoluyla yeni türlerin meydana geldiğini gösteren çok sayıda örnek bulunmaktadır. **Genetik drift** (genetik sürüklenme) ve doğal seleksiyonun populasyonların genetik kompozisyonunu değiştirmesi nedeniyle, yeterli bir ayrışma süreci içerisinde, coğrafik olarak izole olmuş populasyonların farklı türler haline geçmeleri, büyük olasılıkla kaçınılmaz bir sonuç olmaktadır. Örneğin, Appalaş dağlarının güneyindeki çeşitli lokalitelerden topladıkları esmer semenderler (*Desmognathus ochrophaeus*) arasındaki eşeysel izolasyonu inceleyen araştırmacılar, farklı populasyonlardan aldıkları erkek ve dişiler (heterotipik çiftler) ile aynı populasyondan aldıkları erkek ve dişileri (homotipik çiftleri) bir araya getirmiş ve bu çiftler arasındaki çiftleşme oranlarını hesaplamışlardır. Sonuçta, coğrafik olarak birbirlerinden daha uzak olan popülasyonlardan getirilen semenderlerin genetik olarak daha fazla farklılaştıkları ve birbirleriyle daha az çiftleştikleri gözlenmiştir. Yine, Tersiyer (III. Zaman)'ın son alt devri olan Pliosende, Panama kıstağının ortaya çıkmasıyla, birçok deniz organizması Pasifik ve Karayib popülâsyonlarına bölünmüş ve bunların bir kısmı sonradan birbirlerinden tamamen farklı türlere dönüşmüşlerdir.

5. 2. 2. SİMPATRİK TÜRLEŞME

Simpatrik türleşme coğrafik izolasyonla ilgisi olmayan, tam aksine, aynı habitatı paylaşan bireylerin başka etkenlerle farklılaşarak yeni türleri meydana getirmesi olayıdır. Pek çok simpatrik türleşme modeli distruptif seleksiyona göre işler ki, bu çeşit seleksiyonda bazı homozigot genotipler iki mikro habitattan birine veya diğerine oldukça yüksek bir uyum gösterirken, heterozigot genotipler bu mikro habitatların her ikisine de daha düşük düzeyli bir uyum gösterir. Bu tarz bir **divergent adaptasyon** bir ya da birçok lokusa

dayanabilir. O zaman seleksiyon, rasgele olmayan çiftleşmeye sebep olan bir veya diğer lokustaki alellerden yana işler ve bunun sonucunda uyum gösteremeyen heterozigot yavruların frekansı azalır. Böylece başlangıçtaki tür, hem çiftleşme davranışını ve hem de farklı habitatlara uyumu idare eden çeşitli lokuslar bakımından farklılaşır.

5.2.2.1. Kromozomal Değişim Yoluyla Türleşme

Simpatrik türleşme mekanizmalarından biri kromozomal değişimlerdir. Bazı bilim adamları, kırılma ve kaynaşma sonucu kromozomlarda ortaya çıkacak **yeni düzenlenmelerin, transpozisyonların, duplikasyonların ve delesyonların** bireyi kendi türünün diğer bireylerinden genetik olarak farklılaştıracağını; dolayısıyla bunun da yeni ve küçük popülâsyonların ortaya çıkmasında etkin rol oynayacağını ileri sürmektedirler. Bu tarz düzenlemeler, özellikle gelişimi kontrol eden/gelişimsel genlerde bir değişim meydana geldiğinde ortaya çıkacaktır. Bu yolla değişime uğramış organizmalar, eğer bulundukları çevrede bir rekabet avantajına sahip olurlarsa, seleksiyon bunlardan yana işleyecek ve sonuçta yeni türler meydana gelecektir. Çeşitli *Drosopila* türleri üzerinde yapılan çalışmalar sonucu, bu mekanizmayla ilgili önemli kanıtlar elde edilmiştir.

5.2.2. Davranış İzolasyonu Yoluyla Türleşme

Özellikle kuşlarda simpatrik türleşmeye katkıda bulunan bir diğer mekanizma, eşeysel olarak bireyin kendi türünü tanımasıdır. Birçok türde bir eşeyin (dişi ya da erkeğin), ebeveynlerinin veya kardeşlerinin özelliklerini, kendileri daha genç iken bilir. Bu tür özelliklerin en dikkat çekici olanları **görme, işitme** ve **koklama** ile ilgilidir. Bu özelliklerin doğuştan otomatik olarak bilinmesi, bir eşeye ait bireylerin, ergin hale geçtiklerinde, uygun eşleri tanımalarını sağlamaktadır. Eğer yavru bireyde hafıza ile ilgili bir mutasyon meydana gelmişse, bu birey ancak kendisi gibi aynı mutasyona sahip karşı eşeyden bir bireyle çiftleşebilecektir. Sonuçta öyle bir popülasyon ortaya çıkacaktır ki, onun bireyleri asıl türün oluşturduğu popülasyonun bireyleri ile çiftleşmeyecek, dolayısıyla onlar arasındaki gen akışı ortadan kalkacaktır.

5.2.3. POLİPLOİDİ YOLUYLA TÜRLEŞME

Poliploidi yoluyla türleşme olayını açıklamağa geçmeden önce, poliploidi ile ilgili bazı genel bilgileri tekrar anımsamakta yarar vardır.

5.2.3.1.Poliploidi

Poliploidi, diploid (2n = 2) kromozom takımından daha fazla kromozoma sahip olan organizmaları ifade eder. Örneğin, somatik hücrelerinin her birinde 3 kromozom takımı bulunan organizmalar **triploid**, 4 kromozom takımı bulunan organizmalar **tetraploid**, 6 kromozom takımı bulunan organizmalar **hekzaploid** olarak isimlendirilir. Poliploid popülâsyonlar, üreme bakımından, kendi diploid atalarından (ya da diğer diploitlerden) postzigotik üreme engelleriyle izole edilmiş olmaları nedeniyle, onlar farklı (ayrı) biyolojik türlerdir. Tek bir genetik olayın neden olduğu poliploidi öylesine hızlı bir şekilde meydana gelir ki, bu tarz türleşmede ebeveyn bir tür, yavrusu başka bir tür olarak karşımıza çıkar.

Partenogenetik olarak çoğalan bazı poliploid hayvansal organizmalar tanımlanmış olmakla beraber, eşeysel olarak çoğalan hayvanlar arasında poliploid türler yok denecek kadar azdır. Buna karşılık, poliploidi bitkiler arasında oldukça yaygın olarak görülür. Yapılan araştırmalar, çiçekli bitkilerin büyük bir çoğunluğunun poliploidi yoluyla meydana geldiğini ortaya koymuştur.

Doğal poliploidler, **otopoliploidler** ve **allopoliploidler** olmak üzere iki gruba ayrılmaktadır. Otopoliploidlerde kromozom sayısının artışı aynı tür içerisinde gerçekleşir. Örneğin, günümüz kültür bitkilerinden patates (*Solanum tuberosum*), aslında, Güney Amerika'da yaşayan diploid bir türden meydana gelmiş **ototetraploid** bir bitkidir. **Allopoliploidler**de ise kromozom sayısı artışı farklı türlerden gelen kromozomlarla gerçekleşmektedir. Allopoliploidler, esasında iki diploid tür arasında oluşan bir **diploid hibrid** olup genetik veya kromozomal uyumsuzluk nedeniyle kısmen sterildir.

5.2.3.2.Poliploidi Yoluyla Türleşme

Poliploidi, çeşitli nedenlerle mayoz bölünmenin redüksiyon safhasının başarılamaması ve buna bağlı olarak kromozomların gametlere dengesiz bir şekilde gitmesi sonucu meydana gelmektedir. Kromozom sayısı indirgenmemiş gametin (2n), haploid (n) bir gamet

ile birleşmesi, **triploid** (3n) bireyin meydana gelmesine sebep olur; bu indirgenmemiş 3n gametlerinin tekrar haploid gamet (n) ile birleşmesiyle de **tetraploid** bireyler meydana gelir. Genellikle, triploidler (3n) ve **pentaploidler** (5n) gibi tek sayılı kromozom içeren poliploid bitkiler sterildir. Bir tetraploid ile onun diploid atasının meydana getireceği hibrit, triploid olacağı için büyük ölçüde steril olacaktır. Dolayısıyla, tetraploid hibrit üreme açısında izole olmuş olacak ve bu nedenle de, kendi diploid atasında ayrı bir biyolojik tür olacaktır. Daha açık bir ifadeyle, buradaki poliploid, yani tetraploid, türün modern tanımının tüm gereklerine sahip olduğu için farklı bir biyolojik türdür. Aynı durum daha yüksek poliploid düzeyler için de geçerlidir.

1930 yılında A. Müntzing'in çalışmaları sonucu doğal poliploid türlerin deneysel olarak meydana getirilmesi, türleşme çalışmalarında dönüm noktası olmuştur. Müntzing, naneli bitki türlerinden olan 2n = 32 kromozomlu *Galeopsis tetrahit* bitkisinin, her birinin kromozom sayısı 2n = 16 olan *G. pubescens* ve *G. speciosa* diploid atasal bitkilerinden meydana gelmiş bir allotetraploid tür olduğundan kuşkulanmıştı. Müntzing, bu iki diploid bitkiyi çaprazlamış ve F_1 diploid hibritlerinden triploid bir yavru elde etmiştir. Müntzing, bu triploid F_1 bitkisinin *G. pubescens* ile geri çaprazlanmasıyla meydana gelen tetraploid yavruyu çoğaltmıştır. Morfolojik açıdan *Galeopsis tetrahit*'e oldukça benzeyen bu **tetraploid** yüksek düzeyde bir fertiliteye sahipti ve üreme açısından diploid türlerin her ikisinden de izoleydi, yani onların her ikisiyle de fertil yavru vermemekteydi.

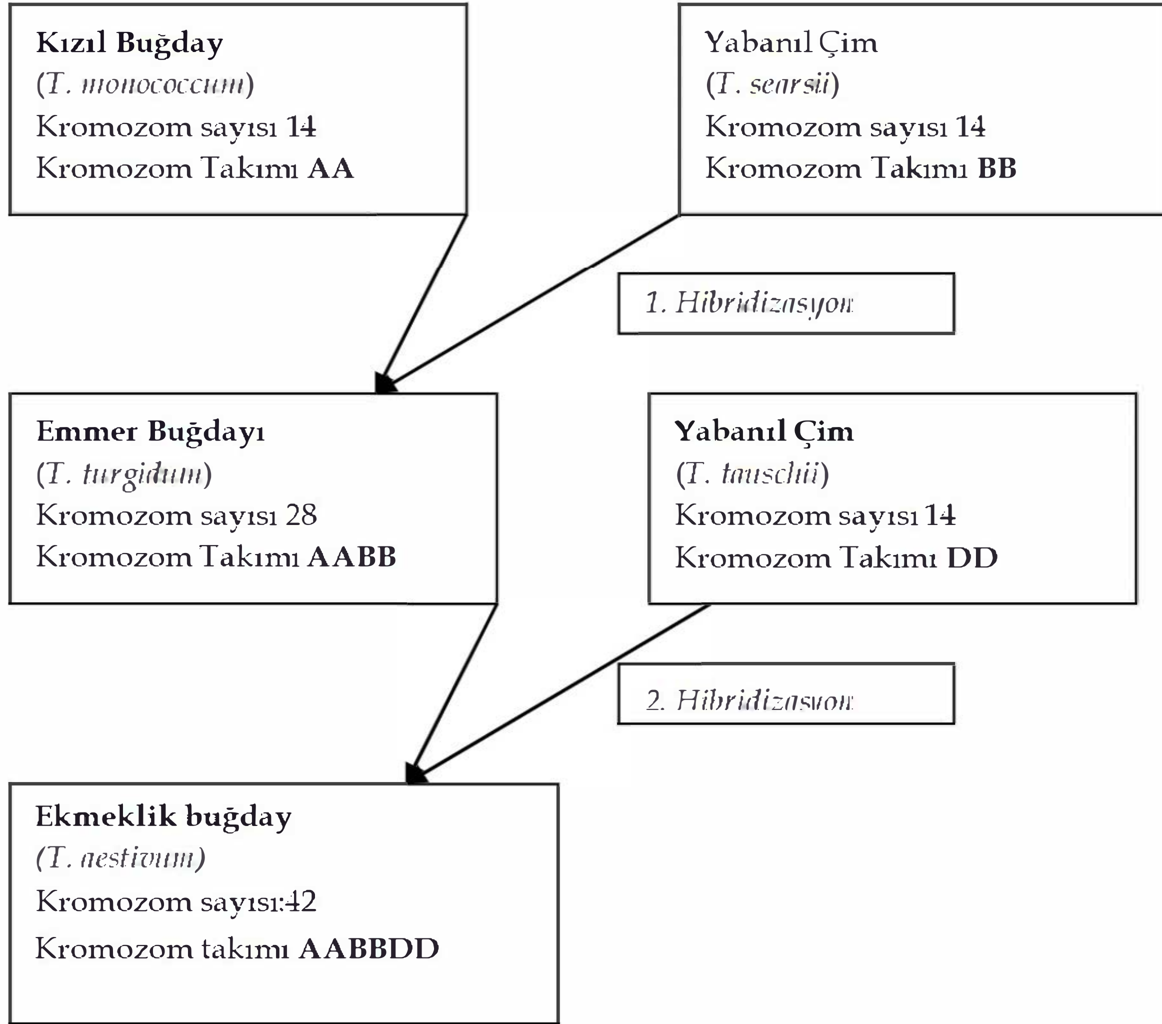
Poliploidi yoluyla evrimleşmenin bir diğer örneği de günümüzdeki **ekmeklik buğday** türü (*Triticum aestivum*)'dür. *Triticum* genusu, çok sayıda farklı biyolojik türü içerir ve bu türler kromozom sayıları 14, 28 ve 42 olan üç alt gruba ayrılır. 14 kromozomlu grup yabanıl ve küçük **kızıl buğdayın** (*Triticum monoccum;* genomik formulü AA) kültür formlarını içerir. 28 kromozomlu grup yabanıl **emmer buğdayının** (*Triticum turgidum;* genomik formulü AABB) farklı varyetelerini kapsar. Sonuncusu ise günümüzdeki **ekmeklik buğday** (*Triticum aestivum;* genomik formulü AABBDD) türüdür. Birçok genetikçi her grubun, bir sonraki grubun atası olduğunu kabul etmektedir.

Normal ekmeklik buğdayın gelişiminde iki ayrı hibritleşme söz konusudur. Doğal koşullarda gerçekleşen birinci hibridizasyon, her ikisi de 14 kromozomlu olan **kızıl buğday** (*Triticum monococcum*, **AA**) ile yabanıl bir çim bitkisi arasında şansa bağlı olarak gerçekleşmiş çaprazlanmadır; *T. searsii* (**BB**) olarak da bilinen söz konusu bu yabanıl çim bitkisi, Güney Batı Asya'daki buğday tarlalarında yaygın

şekilde bulunmaktadır. Birinci hibridizasyon sonucu, kromozom sayısı 28 olan amfidiploid **emmer buğdayı** (*Triticum turgidum*, **AABB**) meydana gelmiştir. Yine doğal koşullarda gerçekleşen ikinci hibridizasyon, emmer buğdayı ile diğer bir yabanıl çim bitkisi arasında yine şansa bağlı olarak gerçekleşmiş çaprazlanmadır; *T. tauschii* (**DD**) olarak bilinen bu ikinci yabanıl çim bitkisi türü ise Akdeniz bölgesi buğday tarlalarında yaygındır. Bu ikinci hibridizasyon sonucunda 42 kromozomlu (**hekzaploid**) **ekmeklik buğday'ın** (*T. aestivum*, **AABBDD**) **atası** meydana gelmiştir (Şekil 5-1).

Şekil-5'teki şemada; her çaprazlamada, önce haploid gametlerin meydana geldiği; çaprazlanmadan sonra, oluşan hibridlerin kromozom sayılarının **endopoliploidi** yoluyla iki katına çıkardığı gözden kaçırılmamalıdır.

Amerikalı iki bilim adamı olan Fadden ve Sears, emmer buğdayı (AABB) ile *T. tauschii*'yi (DD) deneysel olarak başarılı bir şekilde çaprazlayarak bu teoriyi destekleyen kanıtları elde etmişlerdir. Hibridlerde kromozom sayısının iki katına çıkarılmasını teşvik etmek için kolşisin kullanan bu araştırmacılar, çaprazlama sonucu meydana gelen 42 kromozomlu hekzaploidin (AABBDD), ekmeklik buğdayın birçok özelliğine sahip olduğunu gözlemişler; ayrıca, deneysel olarak elde edilen bu hekzaploid'in ekmeklik buğday ile kolay bir şekilde çaprazlandığı ve fertil yavruları meydana getirdiği de gösterilmiştir.



Şekil 5-1: *Triticum aestivum'un (Ekmeklik buğday) evrimi. Her bir hibridizasyon, kromozom sayısının iki katına çıkartılmasından sonra, fertil bir amfidiploidi oluşturmaktadır (Bahçeci'ye göre Elseth ve Baumgardner 1995'den).*

Poliploidi yoluyla meydana gelen türlerin doğal ortamlarda karşılaştıkları en önemli problem, kendi diploid atalarıyla çaprazlanamaması, yalnızca sınırlı bir şekilde kendi aralarında çaprazlanabilmeleridir. Bu yolla oluşan bir popülasyon, eğer habitatında kuvvetli bir rekabet avantajına sahip olursa, ancak o zaman sürekli hale gelebilir. Gerçekten, poliploidi düzeyinin artışı hücre büyüklüğünü, su içeriğini, gelişim hızını ve birçok diğer fizyolojik özelliği değiştirebilir; bu sayede poliploid türler bazen

kendi diploid atalarından daha güçlü olabilirler bunun nedeni, onların her iki atasal ebeveynin gen karışımına sahip olmaları ve bu sayede her iki atasal türün kolonize olduğu habitatlarda yaşayabilmeleridir. Allopoliploid türleşme, çevresel değişimlerin yaygın olduğu dönemlerde, bazı bitki gruplarının hayatta kalma ve nesillerini devam ettirmelerinde önemli rol oynamaktadır.

Gerek **otopoliploidi** ve gerekse **allopoliploidi**, değerli yeni bitki formlarının gelişmesinde çok önemli mekanizmalar olmuştur. Örneğin, buğday, yulaf, pamuk, tütün, patates, muz, kahve ve şeker kamışı poliploidi yoluyla meydana gelmiş ürünler olup genellikle kendi diploid atalarından daha güçlü bir büyüme ve daha hızlı bir gelişme yeteneğine sahiptirler. Bu gibi olumlu özellikleri nedeniyle, ticari amaçlı otopoliploitler kolşisin uygulanarak deneysel olarak da elde edilmektedir.

5. 3. TEDRİCİ VE SIÇRAMALI TÜRLEŞME MODELLERİ KONUSUNDAKİ TARTIŞMALAR

Bu kitabın Giriş Bölümünde belirtildiği gibi, Darwin'in **gradualizm** (tedrici değişim) düşüncesine göre, birbirlerinden köklü şekilde farklılaşmış organizmalar arasındaki değişimler, **ara form**lar vasıtasıyla, küçük basamaklar şeklinde ve yavaş yavaş ortaya çıkmaktadır. Gradualizm görüşünün karşıtı olan **sıçramalı değişim** ise, büyük farklılıkların, ara formlar olmaksızın, zaman zaman durarak ve zaman zaman devam ederek meydana geldiğini ileri sürer.

Doğal afetlerin populasyonun alel frekanslarını etkileyeceğini gösteren kanıtların giderek artmasını dikkate alan Eldredge ve Gould gibi araştırmacılar, gradualizm türleşmesinden ayrı olarak bir de **sıçramalı türleşme** mekanizmasının varlığını ileri sürmüşlerdir. Bazı fosillerin dikkatli bir şekilde incelenmesine dayandırılan bu görüşe göre, pek çok allopatrik türleşme, çevresel krizler veya büyük ölçekli genetik değişimler sonucu gerçekleşmektedir. Dolayısıyla, bu gibi evrimsel değişimler, fosil kayıtlarında ani farklılaşmalara neden olmakta ve fosillerdeki tedrici değişim kesintiye uğramaktadır. Çok sayıda rastlanılan fosillerin evrimsel sürecin uzun süreli (milyonlarca yıllık) periyotları boyunca meydana gelmiş canlıları, az sayıda rastlanılan fosillerin ise, katastrofik olaylardan (büyük krizlerden) sonra hayatta kalan ve evrimleşen organizmaları temsil ettiği kabul edilmektedir.

Gradualizm görüşü ile sıçramalı türleşme görüşü arasındaki tartışmalar, büyük ölçüde fosil kayıtlarının farklı yorumlanmasından kaynaklanmaktadır. Örneğin, bazı türlerde bazı morfolojik özellikler, seleksiyon baskısının etkisiyle hızlı bir şekilde değişirken, diğerlerinde değişmeden kalabilmektedir. Yalnızca değişmeden kalan özelliklerin farkına varabilen ve bu nedenle sadece onları inceleyen bir araştırmacı, bu **mozaik evrimi** gözden kaçırabilir ve türlerin değişmeden sabit kaldıklarını ileri sürebilir. Gradualizm taraftarları, çok yavaş işleyen morfolojik ve fizyolojik değişimlerin, onlar fosil kayıtlarda net bir şekilde gözlenmeseler bile, devam ettiğini vurgular. Esasında, yumuşak doku ve organların fosilleşmemesi nedeniyle, bu yapıların ortak atadan beri nasıl farklılaştıklarını izlemek de olanaksızdır. Bana göre, fosilleşebilen yapılar (iskelet, vs.) açısından benzerliklerin gözlenemediği gruplar arasında, organlar ve organ sistemleri bakımından benzerlikler (geçişler) olabilir.

Evrimsel biyolojinin en uzun süreli tartışmalarından biri de, türler arası fenotipik kopuklukların eksik ya da yetersiz bir fosil kaydı ile temsil edilip edilmediğidir. Daha açık olarak, aslında evrim tedrici bir süreç halinde ilerlemektedir de bu durumu kanıtlayacak veriler mi eksiktir, yoksa evrim sıçramalı olarak mı ilerlemektedir? Konu ile ilgili klasik görüş, fosiller arası kopukluğun, çoğu durumlarda anormalliklerden ileri geldiğini ve tedrici evrimsel değişimin resmindeki kaybolan parçaları temsil ettiğini; bu parçalar bulunduğu takdirde, türler arası geçişler hakkında değerli bilgilerin sağlanacağını ileri sürer. Klasik görüş taraftarları buna örnek olarak da, hem sürüngen hem de kuşlara ait özellikleri taşıyan *Archaeopteryx* (fosil kuş) ile halen Avustralya'da yaşamakta olan, hem sürüngen ve hem de memeli özelliklerine sahip *Ornithorhynchus*'u (ilkel yumurtlayan memeli) göstermektedirler. Buna karşılık, sıçramalı evrim görüşünü savunan bilim insanları, fosiller arası kopuklukları **bir norm** ve **hızlı türleşmenin** kanıtı olarak dikkate alırlar. Sıçramalı evrim hipotezini savunan araştırmacılar, türler arası **geçiş** (ara) **formların** asla var olmadığını ve mutant bireylerin kendi ebeveynlerinden oldukça farklı özelliklere sahip olduğunu savunurlar. Onlara göre, fosil kayıtlarındaki kopukluklar, genellikle büyük çevresel krizlere (katastrofik olaylara) bağlı olarak ortaya çıkmaktadır. Örneğin, sedimanları binlerce yıl mükemmel bir koruyucu olan bir göl, büyük bir iklimsel değişim sonucu ani olarak tamamen kuruduğu zaman, burada yaşayan organizmalar alışılmışın dışında bir seleksiyon baskısı ve potansiyel bir yok oluş (kitlesel yok oluş) ile karşı karşıya kalacakları için fosil oluşumundaki tedricilik de sona erecektir.

Sıçramalı değişim **poliploidi, hibridizasyon, translokasyon ve delesyonlar** gibi büyük ölçekli genetik değişimler sonucunda da meydana gelebilir. Eğer bu gibi büyük genetiksel değişimler, **gelişimsel genleri** etkilerse, bundan, dolaylı olarak diğer gen grupları da etkileneceği için tedrici değişim kesintiye uğrar. Konu ile ilgili olarak en çok verilen örnek, omurgalı hayvanların suda yaşayan omurgasız bir hayvanın larva formundan (*Tunicat* larvası) evrimleşmiş olduğudur. Bilindiği gibi tünikat larvalarında **sırt ipi** (ilkel omurga, korda) bulunmakta fakat metamorfoz yoluyla ergin hale geçerken bu sırt ipi kaybolmaktadır. Gelişimi kontrol eden genlerdeki bir değişim, larvanın ergin morfolojisine doğru ilerleyen dönüşümümü bloke etmiş ve larvanın kendi ergin formuna dönüşmesi yerine, ilkel bir omurgalıya, muhtemelen *Amphioxus*'a dönüşmesine sebep olmuş olabilir.

Jeolojik devirlerde hızlı evrimsel yayılmanın olduğu en hayret verici olaylardan biri, günümüzden yaklaşık 543 milyon yıl önce Kambriyen'de gerçekleşmiştir. Kambriyene kadar yaşamış hayvanlara ait fosillerin neredeyse tamamı az sayıdaki bir hücreli organizmaya ait iken, bu devirde daha karmaşık yapılı hayvanların aniden ortaya çıkması, potansiyel bir sıçramalı evrim modelini düşündürmektedir. Kanada dağlarının şistli kayaçlarında yapılan kazılar, Kambriyendeki çeşitlenmenin hayret uyandıracak kadar fazla olduğunu ortaya koymuş ve araştırmacılar bu durumu **Kambriyen Patlaması** olarak isimlendirmişlerdir. Kambriyen patlaması, biyolojik bir hamlenin sonucu olup bunun açık anlamı, bu devirde yeni bir **gelişim stratejisinin** ortaya çıkmış olmasıdır. Bilindiği gibi, çok hücreli hayvanların embriyonik gelişimlerinin blastula ve gastrula evrelerinde embriyo anteriör-posteriör eksen boyunca çok sayıda eşit birimlere (**segmentlere**) bölünür. Bunun arkasından, bu segmentlerin her biri farklılaşarak spesifik doku ve organları meydana getirir. İlk çok hücreli organizmaların meydana gelmesi, böyle bir hamle sonucunda, yani bu çok etkili **multisegmental planın** evrimi sonucunda gerçekleşmiştir. Bu olayda, muhtemelen **morfogenlerin** hiyerarşisindeki değişimler ve **redundant genler** önemli rol oynamıştır. Sonunda, varyasyon olağan üstü bir hızla artmış, boş olan birçok **niş** çok hücreli organizmalar tarafından hızlı bir şekilde işgal edilirken, seleksiyon da yoğun bir şekilde işlemeye başlamış ve düşük stabiliteye sahip olan gelişimsel programlar yok olmuştur. Bu şekildeki bir açıklama, tedrici evrimin gerçekleşmesinden sonra, bir çeşit sıçramanın olduğunu ifade eder. Anlaşılacağı üzere, türleşmenin olağan temposu, büyük ölçüde tedrici değişim ile sıçramalı değişim modelleri arasında devam edip gitmektedir.

Eski türlerin yok oluşu ve yeni türlerin meydana gelmesiyle ilgili bir başka etken de **şans faktörü'**dür. Örneğin göktaşlarının dünyaya çarpması veya diğer **katastrofik** olayların meydana gelmesi, yüzlerce tür organizmanın yok olmasına sebep olmuş olabilir. Böylesi felaketlerden sonra hayatta kalan az sayıdaki tür, rekabetin olmadığı ortamda yeni hayat tarzlarını geliştirmiş ve yeryüzünde hızlı bir şekilde yayılmış olabilirler. Gerçekten, Kretase-Tersiyer sınırından sonra, memelilerin hızlı yayılış göstermeleri, beklide o zamana kadar karalarda dominant olan dinozorların küresel bir felaket sonucunda soylarının tükenmesiyle ilişkilidir. Bu noktadan hareket edilirse, bir anlamda, insanlar dâhil tüm memeli hayvanların evriminin, dinozorların yok olmasına sebep olan katastrofik olaylarla bağlantılı olduğu söylenebilir. Dolayısıyla, gök taşlarının ya da küçük gezegenlerin yeryüzüne çarpmasının, dinozorlar açısından bir felaket fakat memeliler, hatta insanlar açısından bir **şans** olduğu ifade edilmektedir. Birbirlerini izleyen ısınma (**çöl**) ve soğuma (**buzul**) çağlarının, en eski insan fosillerinin ortaya çıkarıldığı Affar bölgesinin de içerisinde yer aldığı **Afrika Çatlağı** (Afrika Rifti)'nın açılmasına yol açan kıtasal hareketlere bağlı olması nedeniyle; bu tür kıtasal hareketler türümüzün tarihi gelişimi açısından da kritik öneme sahiptir.

6. BÖLÜM

MOLEKÜLER EVRİM

Yirminci yüzyılın ortalarında, genetik ve moleküler biyolojide kaydedilen gelişmeler, evrim ile ilgili çalışmalarda önemli değişikliklere yol açmış ve **moleküler evrim** gibi tamamen yeni araştırma alanları ortaya çıkmıştır. Özellikle moleküler biyoloji mutasyon, genetik varyasyon, türlerin farklılaşması, gelişim ve **hayatın filogenetik öyküsü** gibi çok sayıda evrimsel konunun araştırılmasına olanak sağlayan araçlar sunmuştur.

1960'lı yılların ortalarına kadar hâkimiyetini sürdüren evrimsel sentez teorisine dayanarak, çok sayıdaki evrimci biyolog, hemen hemen bütün alellerin frekanslarının, esas olarak doğal seleksiyon tarafından etkilendiğini kabul etmiştir. Bu görüş morfolojik ya da fizyolojik etkilere sahip çok sayıdaki genin çalışılması sonucu benimsenmiştir. Ancak 1960'lı yıllardan beri, evrim teorisi hayvan davranışları ve üreme biyolojisi gibi alanları da kapsayacak şekilde genişletilmiş ve ömür uzunluğu, ekolojik dağılım ile sosyal davranış gibi spesifik özelliklerin evrimini de açıklayabilecek teoriler geliştirilmiştir.

6.1. MOLEKÜLER EVRİMİN NÖTRAL TEORİSİ

Moleküler evrimin **nötral teorisini** geliştiren M. Kimura (1924–1994)'nın hipotezi, DNA sekansları evriminin büyük bir kısmının

doğal seleksiyondan çok, şansa bağlı **genetik sürüklenme** ile gerçekleştirildiğini varsaymaktadır. Nötral teori, iki çeşit moleküler verinin ortaya konmasıyla önem kazanmıştır. 1966 yılında, Lewontin ve Hubby enzim lokuslarının yüksek oranda **polimorfik** olduğunu göstermişlerdir. Onlar, doğal seleksiyonun bu kadar çok genetik varyasyonu aktif olarak koruyamayacağını, dolayısıyla söz konusu varyasyonun büyük bir kısmının selektif açıdan **nötr** olması gerektiğini ileri sürmüşlerdir. Yaklaşık aynı yıllarda (1968), M. Kimura, filogenetik yaklaşımla çeşitli proteinlerin amino asit sekanslarının evrim hızını hesaplamıştır. Kimura, belirli bazı proteinin farklı soylarda aynı oranda evrimleştiği sonucuna ulaşmıştır. O, böylesi bir sabitliğin doğal seleksiyondan kaynaklanan bir sonuç olamayacağını; ancak, **mutasyon** ve **genetik sürüklenme**nin sebep olduğu moleküler düzeydeki bir evrimsel değişimden ileri gelmiş olabileceğini ifade etmiştir.

6.1.1. Moleküler Saat

Moleküler evrimin nötral teorisine göre, **DNA sekans analizi** ya da **enzim elektroforezisi** çalışmalarıyla ortaya konabilsin veya konamasın, moleküler düzeydeki pek çok genetik varyasyon selektif açıdan nötürdür ve adaptif değeri yoktur. Bu teori ayrıca, moleküler düzeydeki **evrimsel substitusyonun** (bir molekülün bir başka molekülün yerine geçmesinin) hemen hemen sabit bir hızla ilerlediğini kabul eder; bir başka ifadeyle, türler arası sekans farklılığı derecesinin moleküler saat olarak hizmet edebileceğini savunur. Esasında **moleküler saat**, amino asit substitusyonu ve mutasyon aralığı ile ilgili verilerin **paleontolojik veriler** ile kalibre edilmesi sonucu ortaya çıkar. Amino asitlerin farklılaşması ile ilgili enformasyon, ortak bir atayı paylaşan iki organizmanın, ortak atadan ayrılmağa başladıkları günden beri biriktirdiği *mutasyonel olayların sayısını* ölçmeye yarayan bir mekanizmanın ortaya konmasını sağlar. Fosil kayıtlardan gelen veriler ise, ortak bir atayı paylaşan iki organizmanın, ortak atadan ayrılmağa başladıkları günden beri geçen *zaman süresi hakkında bilgi* verir.

Dolayısıyla, bu iki çeşit verinin kalibrasyonu, iki canlı türünün ortak atadan ayrılmalarından beri geçirdikleri değişim ve zaman hakkında bilgi verir.

6.1.2. Nötral Teorinin İfade Ettikleri

Moleküler evrimin nötral teorisi organizmanın morfolojik, fizyolojik ve davranışsal özelliklerinin şansa bağlı genetik sürüklenme yoluyla değil, bu gibi özelliklerin büyük bir çoğunluğunun esasında doğal seleksiyonun etkisi ile evrimleştiğini savunur. Nötral teori taraftarları bu görüşlerini, çok küçük DNA parçalarının değişimine sebep olan baz çifti substitüsyonlarına dayandırmaktadır. Bundan başka, nötral teoriyi savunanlar, pek çok mutasyonun zararlı olduğunu ve doğal seleksiyon tarafından elemine edildiğini de kabul ederler. Görülmektedir ki, nötral teori, doğal seleksiyonun bazı baz çiftleri ya da amino asit farklılıkları üzerinden işlediğini ifade etmektedir. Bu teori, gerek tür içi ve gerekse türler arasında moleküler düzeyde gözlenen birçok varyasyonun, baz sekansında meydana gelen her farklılığın her zaman protein düzeyinde bir farklılık yaratmaması ya da bir proteinin amino asit sekansındaki pek çok varyasyonun organizmanın fizyolojisini çok az etkilemesi nedeniyle, uyum üzerindeki etkisinin de son derece az olduğunu ileri sürer.

6.1.3. Nötral Teorinin İlkeleri

Birbirini izleyen her nesilde, bir gende ortaya çıkan gamet başına mutasyon frekansının u_T sabit hızıyla gerçekleştiğini, mutasyona uğrayabilecek yerlerin çok sayıda olması nedeniyle her mutasyonun yeni bir DNA segmentini (alelini ya da haplotipini) meydana getireceği dikkate alındığında; bu gibi mutasyonların az sayıdaki fraksiyonu (f_0) etkin bir şekilde nötr olacak ve böylece **nötral mutasyon frekansı**, yani, $u_0 = f_0u_T$, total mutasyon frekansından (u_T) daha düşük olacaktır. Etkin nötral teoriye göre, "mutant alellerin canlının hayatta kalması ve üremesi (yani, **uyumu**) üzerine olan etkileri, diğer alellerin etkileriyle son derece benzerdir ve bu nedenle onların frekansındaki değişim miktarı yalnızca genetik sürüklenme tarafından değil, doğal seleksiyon tarafından da yönetilmektedir. Ancak, şansa bağlı genetik sürüklenmenin büyük populasyonlara göre küçük populasyonlarda çok daha etkili olması nedeniyle, yeterince küçük olan populasyonlarda, mutant alellerin frekansındaki değişimlerin hemen hemen tamamı şansa bağlı genetik sürüklenme tarafından idare edilmiş olacaktır.

Mutasyon sonucu meydana gelmiş olan **etkin nötral alellerin** başlangıç frekansı (u_0), aslında genin fonksiyonuna bağlıdır. Şöyle ki, eğer fonksiyonel bir protein/enzim molekülünün yapısında yer alan amino asitlerden herhangi birinin değişmesi, söz konusu protein

molekülünün fonksiyonunu etkilemezse; bu durumda bu proteinin sentezi için şifre veren genin baz dizilişinde bir değişimin (mutasyonun) olup olmadığı anlaşılamaz. O zaman, gözlenebilen nötral alellerin başlangıç frekansı (*u_0*), total mutasyon frekansından (**u_T**) çok düşük olacaktır.

Yeterince büyük/ ya da etkin bir populasyonda (**N_e**), herhangi bir lokusta ve her nesilde gamet başına nötral mutasyon frekansı = (u_0) ise, mutasyona uğrayabilecek $2N_e$ gen kopyası bulunduğu için meydana gelmiş yeni **mutasyonların sayısı,** ortalama olarak, **$u_0 \times 2N_e$** kadar olacaktır. Genetik sürüklenme tarafından fiks edilebilecek (sabitlenebilecek) mutasyon olasılığı (p), onun frekansı olacak ve meydana gelecek her yeni mutasyon için bunun değeri **1/2Ne'**ye eşit olacaktır. Bu nedenledir ki, herhangi bir nesilde meydana gelecek ve bir gün fiske edilecek nötral mutasyon sayısı (**u_0**),

$$u_0 = [(2N_e u_0) \times 1/2\,(N_e)] \text{ olacaktır.}$$

Bu gibi mutasyonların fiks duruma ulaşması için yaklaşık dört etkin nesil ($4N_e$) geçmesi gerekmektedir. Mutasyonun fiksasyon oranı, teorik olarak sabittir ve nötral mutasyon oranına eşittir. Mutasyonun bu özelliği, **moleküler satın** da temelidir.

Eğer, iki ayrı biyolojik tür, **(t)** sayıdaki generasyon önce ortak atadan ayrılmışlarsa ve her bir generasyonda **u_0** substitüsyonuna (ortak atadaki alele göre) maruz kalmışsa, o zamandan beri iki tür arasındaki farklılaşan baz çifti sayısı **(D),** bu iki hattın her birinin **u_0t** kadar substitusyon biriktirebilecek kapasitede olmaları nedeniyle, **$D = 2u_0t$** olacaktır. Eğer ortak atadan beri geçen nesil sayısı hesaplanırsa, nötral mutasyon frekansı **$u_0 = D/2t$ formülü** ile bulunabilir.

Son olarak şunu eklemek gerekir ki, eğer pek çok substitüsyon olayı, nötrale göre daha avantajlı sonuçlara neden oluyorsa, bunların frekansı giderek artacak ve genetik sürüklenmenin tek başına yaptığından çok daha hızlı şekilde fiks (sabit) duruma geçecektir.

6.2. TÜRLER ARASI AKRABALIK İLİŞKİLERİNİN BELİRLENMESİNDE MOLEKÜLER YAKLAŞIMLAR

Evrimsel biyolojinin hedeflerinin başında, bu gün yaşamakta olan biyolojik türler arasındaki akrabalık ilişkilerini açıklamak ve onların meydan geldiği ortak atasal formları ortaya çıkarmaktır. Akrabalığın belirlenmesinde hedef belli olmasına karşın, akrabalık ilişkilerini araştırırken hangi özelliklerin ölçüt olarak kullanılacağı konusunda bazı zorluklar söz konusudur.

Günümüzde, iki milyonun üstünde bitki ve hayvan türünün yaşadığı bilinmektedir; üstelik çok sayıdaki organizmanın sınıflandırılması da henüz yapılmamıştır. Klasik taksonomide, türler arası akrabalık ilişkileri ve türlerin evrimsel geçmişini (yani onların **filogenezini)** ortaya çıkarmak için daha çok morfolojik, anatomik ve histolojik özellikler ile kromozom morfolojileri, hatta **homolog** ve **analog organlar** ölçüt olarak kullanılırken; son yıllarda, bu tür çalışmalarda, **protein** ve **nükleik asit sekans analizleri** gibi moleküler teknikler de kullanılmağa başlanmıştır.

Moleküler analiz çalışmalarına geçmeden önce, doğada var olan iki milyonun üzerindeki bitkisel ve hayvansal organizmanın tamamının, pek çok ortak **biyokimyasal özelliği** paylaştıklarını belirtmek gerekmektedir. Örneğin, bugün var olan organizmaların tamamı başlıca karbon, hidrojen, oksijen ve azot atomlarından meydana gelmiştir. Ayrıca, onların tamamı genetik bilginin saklanması ve transfer edilmesi fonksiyonlarını gerçekleştiren nükleik asit moleküllerine ve genetik bilginin kontrolünde sentezlenen protein moleküllerine sahiptir. Yine, bu organizmaların tamamı aynı genetik şifreyi paylaşmaktadır.

6.2.1. Proteinlerin Amino Asit Sekans Analizi

Canlılar arasındaki evrimsel akrabalığın derecesi, hepsinde ortak olarak bulunan protein moleküllerinin amino asit sekanslarının karşılaştırılmasıyla saptanabilir. Konu ile ilgili olarak yapılan ilk çalışmalardan biri, 51 amino asitten meydana gelmiş **insülin hormonunun** amino asit dizilişinin analizidir. 1950 yıllarında sığır, koyun, at ve balina gibi memeli hayvanların her birinin insülin molekülünün sekans analizi yapılmış ve sadece 3 amino asit açısından farklılık olduğu ortaya konmuştur.

Amino asit sekans analizi yapılmış diğer bir ortak molekül, önemli bir solunum enzimi olan ve 104 amino asitten meydana gelen **sitoktom - c enzimi**'dir. Bu enzim, evrim sırasında çok yavaş değişen bir moleküldür. Onun amino asit sekansının ortalama değişim hızı, hemoglobin veya fibrinin değişim hızına göre oldukça yavaş olup %1'lik bir değişim için geçen süre 20 milyon yıldır. Buna karşılık, aynı süre hemoglobin için 5,8 milyon yıl ve fibrin için yalnızca 1 milyon yıldır. İnsan ve şempanze sitokrom-c molekülünün amino asit dizilişi aynıdır; insan ve Rhesus maymununda ise sadece 1 amino asit farklılığı vardır. Bu, insan ve maymunların 20 milyon yıl önce ortak bir atasal formdan farklılaşarak geliştiğini ileri süren görüşün önemli kanıtlarından biridir. Tablo 6–1'de, çeşitli organizmaların sitokrom- c moleküllerindeki amino asit sayısı farklılıkları ve söz konusu amino asit değişimi için gerekli nükleotid değişimi sayısı **(mutasyonel aralık)** görülmektedir.

Tablo6–1: Çeşitli organizmalarda sitokrom-c molekülündeki amino asit farklılığı ve mutasyonel aralıkları.

Organizma	Amino asit	
Mutasyonel	farkı sayısı	aralık
İnsan	0	0
Şempanze	0	0
Rhesus	1	1
Tavşan	9	12
Domuz	10	13
Köpek	10	13
At	12	17
Penguen	11	18
Güve	24	36
Bira mayası	38	56

Amino asit sekans analizi yapılmış bir başka ortak molekül ise hemoglobin olup onun α- ve β-zincirlerinin amino asit farklılıkları çeşitli organizmalara göre Tablo 6-2'de verilmiştir.

Tablo 6-2: Çeşitli organizmalarda hemoglobin molekülünü α- ve β-zincirlerinin amino asit farklılıklarının karşılaştırılması.

Organizma	Amino asit sayısı farkı sayısı	
	α- zinciri	β-zincirlerinin
İnsan	0	0
Şempanze	0	0
Goril	1	1
Rhesus (Makak)	5	10
Fare	19	31
Koyun	26	33
Domuz	20	28
At	22	30
Tavşan	28	16
Tavuk	45	-
Kanguru	-	54
Sazan	93	-

6.2.2. DNA Nükleotid Sekans Analizi

Evrimsel çalışmalarda, farklı kaynaklardan alınan DNA moküllerinin hibritleştirilmesi önemli bir teknik olarak kullanılmaktadır. Nükleotid sekans benzerliği esasına dayanan bu teknikte, farklı organizmalardan alınan DNA moleküllerinin komplementer baz dizilişine sahip segmentleri içerip içermedikleri, içeriyorlarsa bunların hangi uzunlukta oldukları saptanmaktadır. Gerçekten, botanikçiler yüzyıllardır bitkileri morfolojik görünüşlerine göre, paleobotanikçiler fosillerin benzerliklerine göre sınıflandırmışlarken, son zamanlarda moleküler biyologlar ise bitkilerin DNA moleküllerinin baz sekansı benzerlik derecelerini karşılaştırarak onların **filogenetik ilişkilerini** ortaya çıkarmağa çalışmaktadırlar.

DNA hibridizasyonu çalışmaları, evrimsel farklılaşmada nükleotid sekans farklılaşmasının, amino asit sekans farklılaşmasından daha duyarlı bir gösterge olduğunu ortaya koymuştur. Örneğin, Hawai

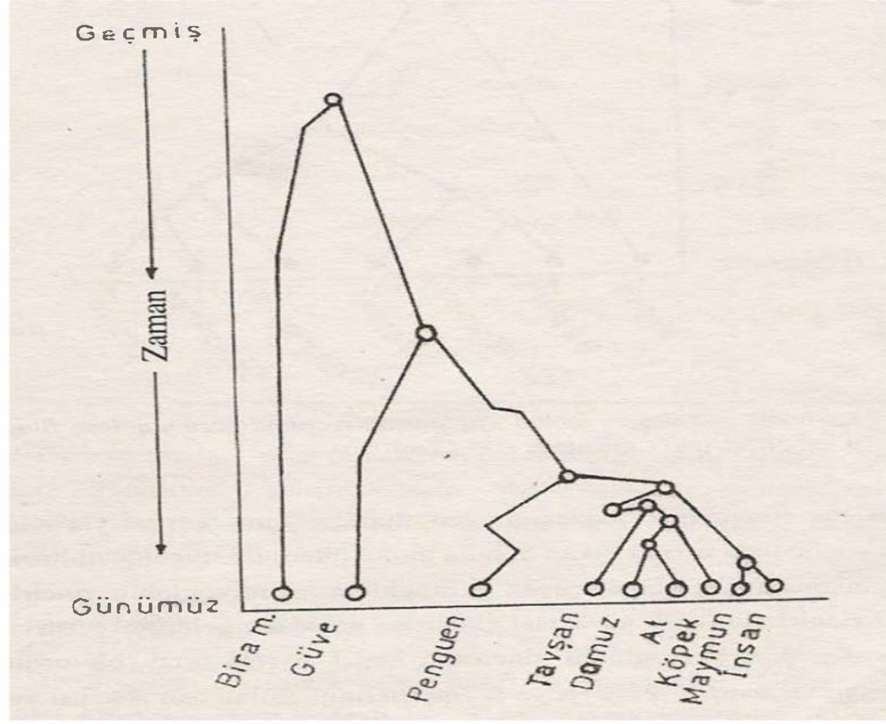
adalarında yaşayan *Drosophila heteroneura* ve *Drosophila silvestris* türlerinin yaklaşık 300 000 yıl önce ortak bir atadan ayrıldıkları hesaplanmıştır; ancak, bu iki tür arasında kromozom inversiyon modelleri ya da protein polimorfizmi bakımından önemli farklılıklar yoktur. Buna karşın, yapılan DNA hibridizasyonu çalışmaları bu iki tür arasında yaklaşık %0,55 oranında nükleotid sekans farklılaşmasının olduğunu göstermiştir. Öte yandan, Hawai adalarında yaşayan ve bir başka meyve sineği türü olan *Drosophila pictornis* ile *Drosophila silvestris* arasındaki nükleotid sekans farklılaşması çalışmaları, yaklaşık %2 oranında bir farklılığın olduğunu ortaya koymuştur. Bu iki çalışma, nükleotid sekans farklılaşmasının, amino asit sekans farklılaşması ve kromozomal polimorfizmden daha önce gerçekleştiğini açıkça ortaya koymaktadır. Bu çalışmalar ayrıca, filogenetik gelişimde *Drosophila pictornis*'in, *Drosophila heteroneura* ve *Drosophila silvestris* türlerinden çok daha önceleri meydana gelmiş olduğunu da göstermektedir.

Aynı kromozom düzenlenmesini paylaşan ve hemen hemen araştırılamayacak kadar az bir protein farklılaşması gösteren *Drosophila heteroneura* ve *Drosophila silvestris* türleri, DNA nükleotid sekansı bakımından %99'luk bir benzerliğe (homoloji) sahiptir. Yalnızca %1'lik bir DNA sekans farklılığına karşın, bunlar birbirlerinden tamamen farklı kur yapma ve çiftleşme davranışları sergilemekte, farklı morfolojik görünüşe, farklı vücut pigmentasyonuna ve farklı kanatlara sahiptirler. Dolayısıyla, bu tür gözlemler, sayılan tüm bu farklılıkların, az sayıdaki gen tarafından *kontrol edildiğini göstermektedir. Başka bir ifadeyle, türleşme süreci az* sayıdaki gen ile de yürütülebilmektedir.

6.2.3. Filogenetik Ağaçların Yapılması

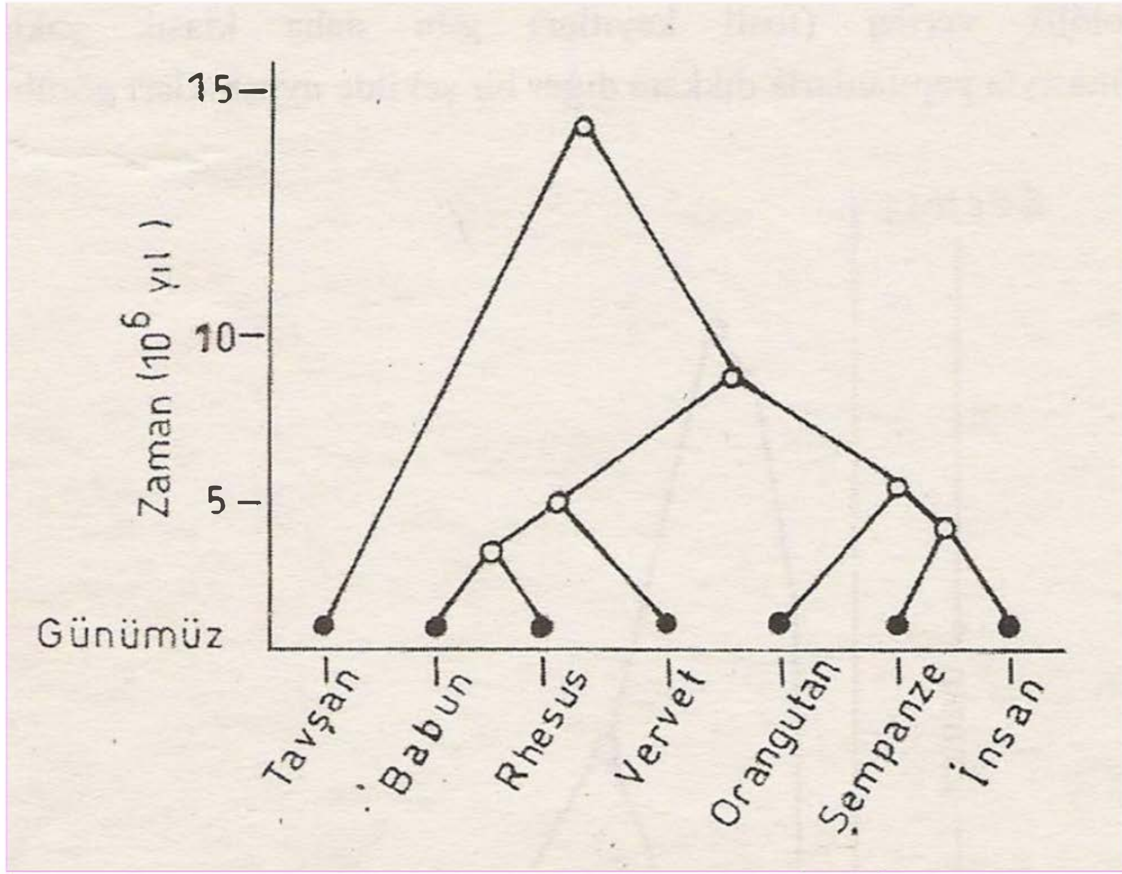
Daha önce anlatılan moleküler saat ve yukarıda verilen sekans analizi tekniklerinden yararlanarak, türler arası akrabalık ilişkilerini gösteren **divergens dendrogramları** ya da **filogetik ağaçlar** yapılmaktadır. Günümüzdeki farklı türlerden elde edilen sekansların tamamının evrimsel sürecin çeşitli dönemlerinde ortak atasal sekanslardan ayrılan gen ürünlerini temsil etmesi nedeniyle, minimum mutasyonel aralıkların saptanarak türler arası en olası akrabalıkları belirlemek mümkün olmaktadır. Bu tür analizler, ayrıca, günümüze ulaşamadan önce nesli tükenmiş olan atasal sekanslardaki akrabalık noktalarının belirlenmesine de yardımcı olmaktadır. Bu tür çalışmalardan sağlanan veriler, filogenetik ağaçların yapılmasına olanak sağlamaktadır. Şekil

6-1'de görülen filogenetik dallanma, Tablo 6-1'deki verilerin ortaya çıkarılmasında kullanılan sekans analizlerine dayanılarak yapılmıştır. Sekans analizlerine dayanılarak yapılan filogenetik ağaçlar ile morfolojik ve paleontolojik veriler (fosiller) gibi daha klasik yaklaşımlara dayanılarak yapılan filogenetik ağaçlar arasında dikkate değer bir benzerlik gözlenmektedir.



Şekil 6-1: Farklı türlerden izole edilen sitokrom- c molekülünün amino asit sekans benzerliklerinin karşılaştırılması ile yapılan filogenetik ağaç. (o) noktaları, ortak atalardan ayrılmanın olduğu bölge ve yaklaşık ayrılma zamanlarını göstermektedir (Bahçeci'ye göre Klug ve Cummings '1994' ten).

Amino asit sekans analizi yöntemiyle yakın akraba türler incelendiğinde, sitokrom-c molekülüne göre daha hızlı evrimleşen protein moleküllerinin çok daha yararlı olduğu anlaşılmıştır. Örneğin, 115 amino asitten meydana gelmiş olan **karbonik anhidraz** enziminin, insan ve diğer çeşitli primatlar arasındaki sekans benzerliklerine dayanarak yapılan diğer bir filogenetik ağaç örneği de Şekil 6 -2'de verilmiştir.



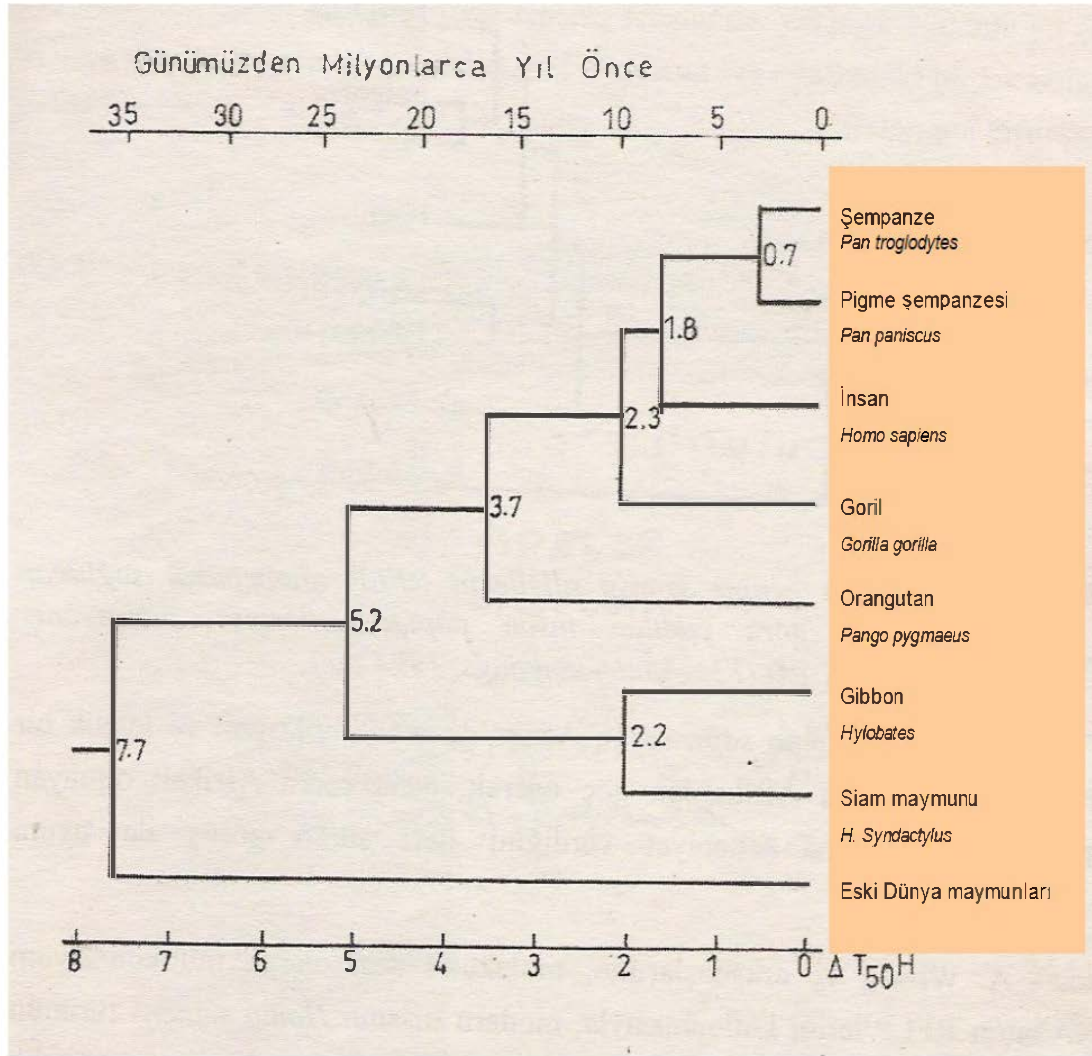
Şekil 6 -2: Karbonik anhidraz enziminin amaino asit substitüsyonuna göre yapılmış filogenetik ağaç . (o) noktaları, ortak atalardan ayrılmanın olduğu bölge ve yaklaşık ayrılma zamanlarını göstermektedir (Balçeci'ye göre Klug ve Cummings '1994' ten).

Bu tür filogenetik yaklaşımlar, gen duplikasyonu yolu ile meydana getirilen evrim sonucunda oluşmuş akraba moleküllere de uygulanmaktadır. Farklı organizmalardan izole edilen çeşitli miyoglobin ve hemoglobin zincirlerinin analizi, bu zincirlerin ortak bir atasal zincirden meydana geldiğini göstermiştir. Ayrıca, dört hemoglobin zincirinin hepsi ortak bir kökene de sahiptir. İnsan ve şempanzenin α- ve β-zincirlerinin amino asit sekansı aynıdır fakat goril bu iki zincirin her birinde birer amino asit farklılığı göstermektedir (Tablo 6- 2).

Anlaşılacağı gibi, amino asit sekans analizleri evrimsel çalışmalarda son derecede yararlı olmaktadır. Dolayısıyla, bu tür çalışmaların evrimsel kanıtları tamamlayacağı da kuşkusuzdur.

6. 2. 4. İnsanın Evrimiyle İlgili Moleküler Çalışmalar

Hominoid primatlar gibonu, orangutanı, gorili, şempanzeyi ve insanı kapsamaktadır. Geçmişte yapılan kromozom çalışmaları ve protein izozim farklılıklarından elde edilen veriler şempanze (2n = 48), goril (2n = 48) ve insan (2n = 46) arasındaki taksonomik ilişkiyi çözüme kavuşturma konusunda, bu canlıların çok yakın akraba olmaları nedeniyle, yetersiz kalmıştır. Çok sayıda bireyden alınan DNA örneklerinin sekans analizlerinin karşılaştırılmasıyla elde edilen verilerin fosil kayıtlardan elde edilen verilerle kalibrasyonu sonucu, C. Sibley ve J. Ahlquist hominoidlerdeki evrimsel dallanma modelini ortaya koymuşlar ve farklılaşmanın tamamlanması için geçen zamanı hesaplamışlardır (Şekil 6 – 3). Akrabalık kriteri olarak **$\Delta T_{50}H$** değerini kullanan bu araştırmacılar, gorile göre insan ve şempanzenin birbirlerine daha yakın akraba olduklarını ileri sürmüşlerdir. $\Delta T_{50}H$ değeri, DNA moleküllerinin erime sıcaklığını gösteren **Tm** ile ilişkilidir. Erime sıcaklığındaki 1^0C'lik değişim (**$\Delta Tm = 1^0C$**) nükleotid sekansında **%1'**lik hatalı eşleşmeye yol açmaktadır. Şekil 6 -3 dikkatle incelendiğinde, insan ve şempanzeler arasında $\Delta T_{50}H$ değerinin 1,8 olduğu ve bunun goril hattı ile şempanze/ insan hattı arasındaki uzaklık için hesaplanan 2,3 değerine kıyasla daha düşük olduğu görülür. Bu tablodan, ayrıca, şempanze/insan hattının goril hattından ayrılmasının günümüzden yaklaşık 10 milyon yıl, insanın şempanze hattından ayrılmasının ise 7 – 8 milyon yıl önce başladığı da görülmektedir. Burada şunu da belirtmek gerekmektedir ki, taksonomide iki türün DNA'sı için hesaplanan $\Delta T_{50}H$ değeri 2'den daha az ise, bu iki tür'ün aynı genusa (cinse) ait olduğu kabul edilmektedir. Bu durum ile ilgili tartışmalar, çeşitli bilim insanlarınca hala sürdürülmektedir.



Şekil 6 -3: *Hominoid primatlar ile bazı eski dünya maymunlarının DNA analizleriyle ortaya çıkarılan filogenetik ilişkileri. Dallanma noktalarındaki rakamlar $\Delta T_{50}H$ değerleridir. (Bahçeci'ye göre Klug v Cummings, 1994'ten).*

Hominoid primatlardaki yüksek dereceli nükleotid ve protein homolojisi ile kromozom modellerindeki benzerlik, *Drosophila sivestris* ve *D. heteroneura* arasındaki durumu hatırlatmaktadır; yani, bu farklı primat türlerinin birbirlerinden ayrılması da, çok sayıda genin değişimine gerek kalmadan gerçekleşmiş olabilir.

İnsanın evrimiyle ilgili genetiksel çalışmalardan biri **çekirdeksel DNA'nın sekans analizlerinin** karşılaştırılması, diğeri de, yavruya sadece anne tarafından aktarılan **mitokondriyum DNA**'sının (mtDNA) çalışılmasıdır.

Yapılan çeşitli mtDNA çalışmaları, insan mitokondrium genlerinin, günümüzden 250 bin ile 156 bin yıl önce, ortak bir atasal genden meydana geldiğini göstermiştir. Benzer sonuçlar, yavruya sasdece baba tarafından aktarılan Y – kromozomu DNA analizlerinden ve otozomal mikrosatellit lokusu araştırmalarından da gelmiştir.

Tüm mitokondriyum ve Y – kromozomuna bağlı genlerin, en son ortak atası, günümüzün çeşitli insan populasyonlarının birbirlerinden farklılaşmasından önce vardı. Özellikle, Wilson ve arkadaşlarının, mitokondrium DNA'sının, **restriksiyon fragment uzunluğu polimorfizminin (RFLP)** bir moleküler saat olarak kullanmalarıyla, Afrika populasyonları sekanslarından Afrika dışındakileri ayırt eden mutasyonların sayısını hesaplamak mümkün olmuş, mutasyon aralıklarının hesaplanması da söz konusu popülâsyonların ne zaman farklılaştıklarını açığa çıkarmaya olanak vermiştir.

İnsan türünün ilk kez ortaya çıktığı yer olarak Afrika, Asya ve Avrupa önerilirken, **RFLP analizleri** ve mevcut **fosil kayıtları** modern insanın (***Homo sapiens***'**in)** 100 bin yıl önce Güney Afrika'da var olduğunu, 50 bin yıl önce Asya'da bulunduğunu ve yaklaşık 30 – 35 bin yıl önce de Avrupa'da Neanderthallerin (Kabataş devrinde yaşamış insanlar) yerini aldığını göstermektedir. Var olan kanıtların büyük bir çoğunluğu, insanların Afrika'da ortaya çıktığı görüşünü desteklemektedir.

7. BÖLÜM

GELİŞİM VE EVRİM

Bu Kitabın Giriş Bölümünde belertildiği gibi, **evrim** kelime anlamı olarak **gelişimi, farklılaşmayı** ve **değişimi** ifade eder. Dolayısıyla, gelişim olayını kontrol eden genlerde meydana gelecek mutasyonlar gibi kalıcı değişimler, organizmanın anatomik ve fizyolojik özelliklerinde önemli farklılaşmalara neden olur. Çok hücreli organizmalarda görülen morfolojik komplekslik ve farklılık, doğal seleksiyona tepki olarak evrimleşen gelişimsel süreçlere bağlı olarak ortaya çıkar.

Burada önce, özellikle çok hücreli organizmalarda **gelişim sürecinin** genetik kontrolü ve daha sonra da gelişimsel sürecin nasıl evrimleştiği konusu ele alınacaktır.

7. 1. GELİŞİMİN GENETİK KONTROLÜ

Eşeyli üreme yoluyla çoğalan çok hücreli organizmalarda, dişi ve erkek gametin birleşmesiyle oluşan **zigot**'un, erişkin birey haline gelinceye kadar geçirdiği tüm fizyolojik ve morfolojik değişimleri kapsayan süreç **gelişim süreci** olarak ifade edilir. Döllenmiş yumurta hücresi olan zigotun, birbirlerinden farklı yapı ve fonksiyonlara sahip milyonlarca ve hatta milyarlarca hücreden ibaret bir organizmaya dönüşme süreci, öncelikle bir **genetik programa, hücre**

farklılaşmasına ve farklılaşmış hücrelerin kendi yapısal ve fonksiyonel benzerliklerine göre gruplaşarak **doku** ve **organları** meydana getirmesine bağlı olarak işler.

Embriyonun genotipi kendi **gelişim programını** da içerir. Embriyonun gelişmesi sırasında gözlenen Blastula ve Gastrula safhalarındaki hücrelerin her biri, zigotun arka arkaya geçirdiği mitoz bölünmelerle meydana geldiği için, onlar aynı kromozomlara ve aynı genlere sahip olacaklardır. Gastrula safhasını karakterize eden ve ektoderm, endoderm ve mezoderm olarak isimlendirilen üç embriyonik tabakanın hücreleri de aynı kromozomlara ve aynı genlere sahip olacaktır. Ancak, Gastrula safhasından başlayarak, söz konusu bu üç embriyonik tabakayı oluşturan hücreler, farklı tip hücrelere dönüşmeye başlar; **hücre farklılaşması** olarak isimlendirilen bu olay, gelişim programı çerçevesinde yürütülür ve farklı embriyonik hücrelerde **farklı gen gruplarının** ifade edilmesiyle (işletilmesiyle) gerçekleşir. Hücre farklılaşmasının arkasından, benzer yapı ve fonksiyonlara sahip hücreler bir araya gelerek farklı dokuları ve farklı dokular da organları meydana getirir.

Gelişim süreci, **regülatör** (düzenleyici) **genler** tarafından yönlendirilen ve gen ifadesinde uzun süreli ve çoğunlukla geri dönüşü olmayan değişimleri kapsar. Bir organizmanın gelişim programı, organizmanın genlerinin kesin sekansını, ifade edilmesinin zamanlamasını ve üç boyutlu modelini kapsar. Zigot başlangıçta totipotent olabilir; ancak, onun mitotik bölünmeleri devam ederken, oluşan yeni hücreler, adım adım geri dönüşü olmayan bir sonuca/ akıbete doğru yönlendirirler ki, bu olay **determinasyon** olarak isimlendirilir. Determinasyon ile belirli bir genin aktivasyonu ya da inaktivasyonu arasında bir paralellik olduğunu direkt olarak göstermek zor olsa da, ileri genetik manipulasyon teknikleri sayesinde, ***Hom*** ve ***Hox lokusları*** gibi **gelişimi düzenleyen genlerin** ve bunların ürünü olan proteinlerin, yani **regülatör proteinlerin** teşhis edilmeleri mümkün olmuştur.

7.2. HOM/ HOX LOKUSLARI VE EVRİMSEL GELİŞİMİN AYDINLATILMASI

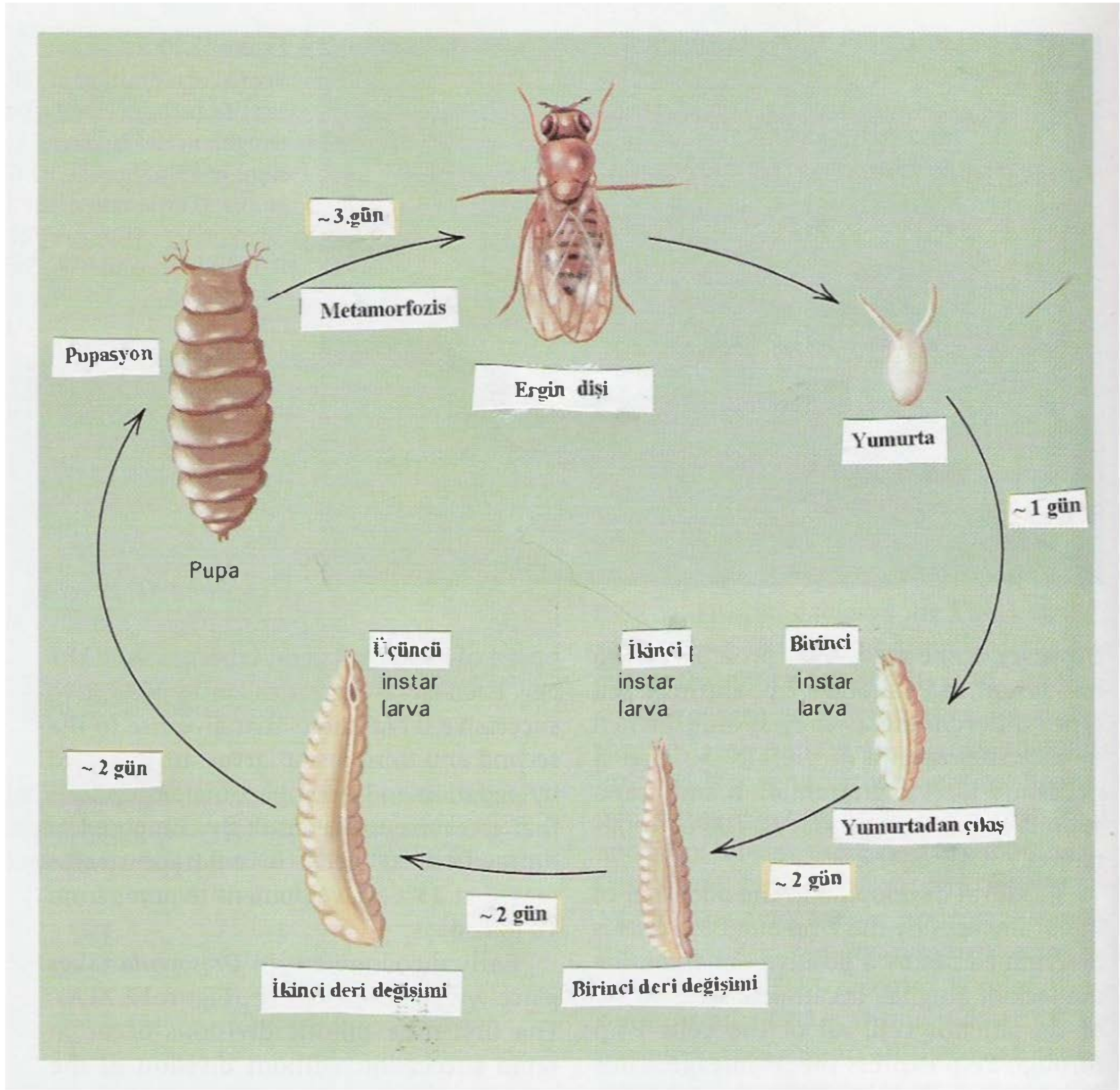
Çok hücreli organizmalarda zigotun bölünmesi ve gastrulasyonun gerçekleşmesi; simetri, segmentasyon ve vücut boşluklarının organizasyonu, kasların, bağırsağın ve diğer doku ve organların doğru şekilde, yani ilgili türün doku ve organlarını oluşturacak şekilde farklılaşması, hücrelerin diğer hücreler arsındaki

konumlanması ve bu konumlanmanın zamanlaması ile ilgilidir. Embriyonik dönemde, hücrelerin özelleşmeleri sonucu ortaya çıkan değişimler, farklı organizmaların evrimleşmesinde rol oynayan temel mekanizmalardan biri olup bu mekanizmalarla ilgili bilgilere sahip genlerden biri ilk kez *Drosophila*'da keşfedilen ***homeotik (Hom) lokuslar***'dır.

Gelişim süreci en iyi şekilde incelenmiş organizmalardan biri olan *Drosophila*'da, **segmentasyonal gelişim modeli**'nin görülmesi, embriyogenezisin genetik temelinin incelenmesini önemli derecede kolaylaştırmıştır. Segmentasyonun ve vücut parçalarının nasıl meydana geldiklerini ortaya koyabilmek ve bu süreç içerisinde hangi **regülatör genlerin** hangi **hedef genler** üzerine ve nasıl etkili olduklarını anlayabilmek için, öncelikle bu sineğin **gelişim sürecine** çok kısa da olsa bakmak gerekir.

Bilindiği üzere, *Drosophila* kendi gelişimini metamorfozis/ başkalaşım yoluyla tamamlamaktadır (Şekil 7–1). Meyve sineği olarak da bilinen bu hayvanda, zigot safhasından larva sahasına gelinceye kadar elbette ki birçok gen rol oynamaktadır. Buna bağlı olarak, temel vücut yapılarının kurulması ve anahtar regülatör faktörlerin aktif hale geçirilmesi de embriyonik gelişimin erken safhalarında başlatılmaktadır. Yukarıda sözü edilen ***Hom* genleri**, larvanın metamorfozisi sırasında, onun hangi segmentinden erişkinin hangi vücut parçasının meydana geleceğini belirleyen genlerdir.

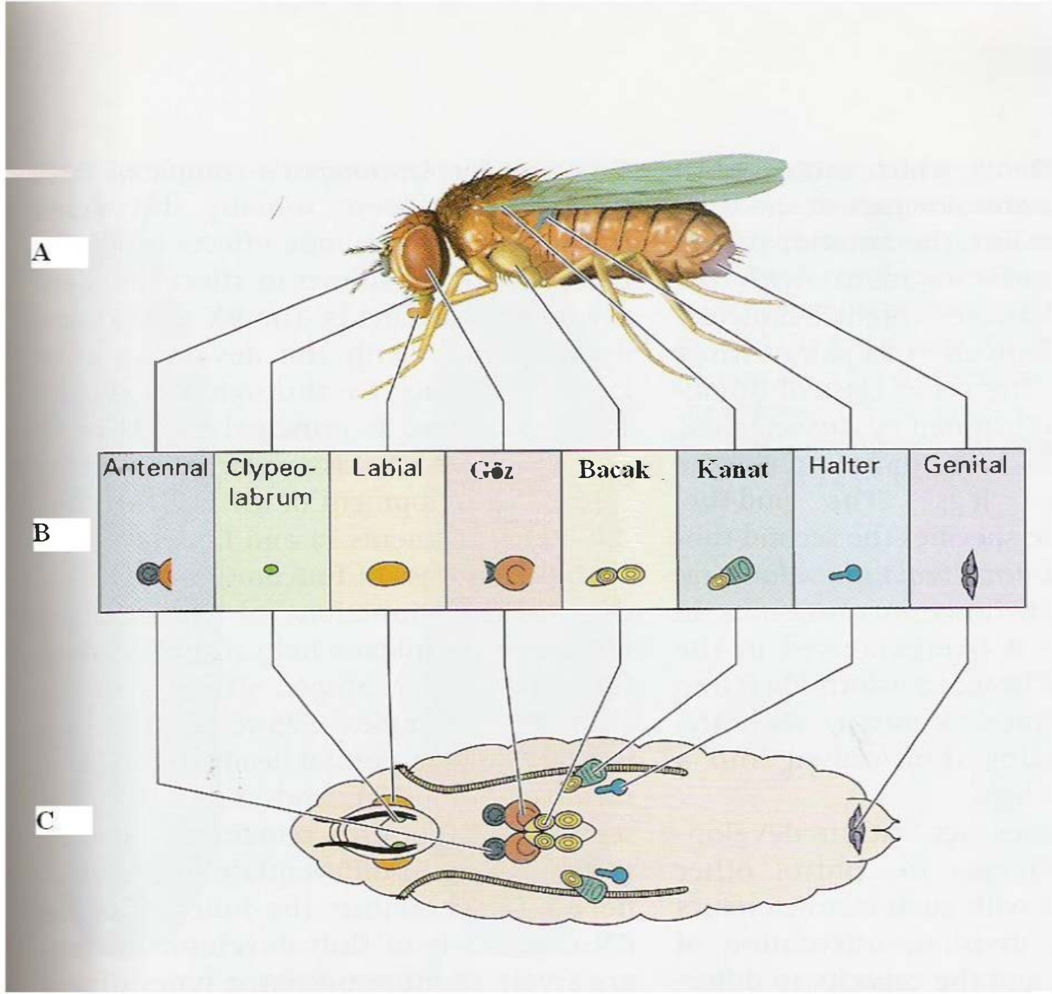
***Gap* genleri** tarafından aktive edilen *Hom* genlerinin en önemli fonksiyonlarından bir tanesi, larvanın vücudunda bulunan **20 imaginal diskin** her birinden erişkin organizmanın hangi vücut parçalarının meydana geleceğini kontrol etmektir (Şekil 7- 2).



Şekil 7-1: Drosophila melanogaster'in 25 °C'lik ortamda geçen yaşam döngüsü (Balıçeciye göre, Hartl ve Johns 1998'dan)

Yapılan çalışmalar ***Hom lokuslarının*** omurgasızlar, bunların homoloğu olan ***Hox lokuslarının*** ise omurgalılarda bulunduğunu ortaya koymuştur. Bu gen komplekslerinin nasıl meydana geldikleri, zamanla nasıl değiştikleri ve ne şekilde etkileşerek **morfolojik varyasyonlara** sebep oldukları gelişimsel ve evrimsel biyolojinin en yeni araştırma alanlarından biridir. Özellikle, 1970 ve 1980 yılları arasında Hox genlerinin keşfedilmesi ve tanımlanması, evrimsel biyolojinin aydınlatılması yolunun açılmasını sağlamıştır.

Hox genleri temel hayvan şubelerinin hepsinde bulunmakta ve şu üç önemli özelliğiyle karakterize edilmektedir:



Şekil 7-2: *(A) Erişkin bir Drosophila'nın vücut yapısı, (B) dokuz çift imaginal ve bir çift de genital diskin larvadaki yeri ve meydana getirdikleri erişkin yapıları, C) Disklerin genel morfolojisi (Balıçeci'ye göre, Hartle ve Jones, 1998'den).*

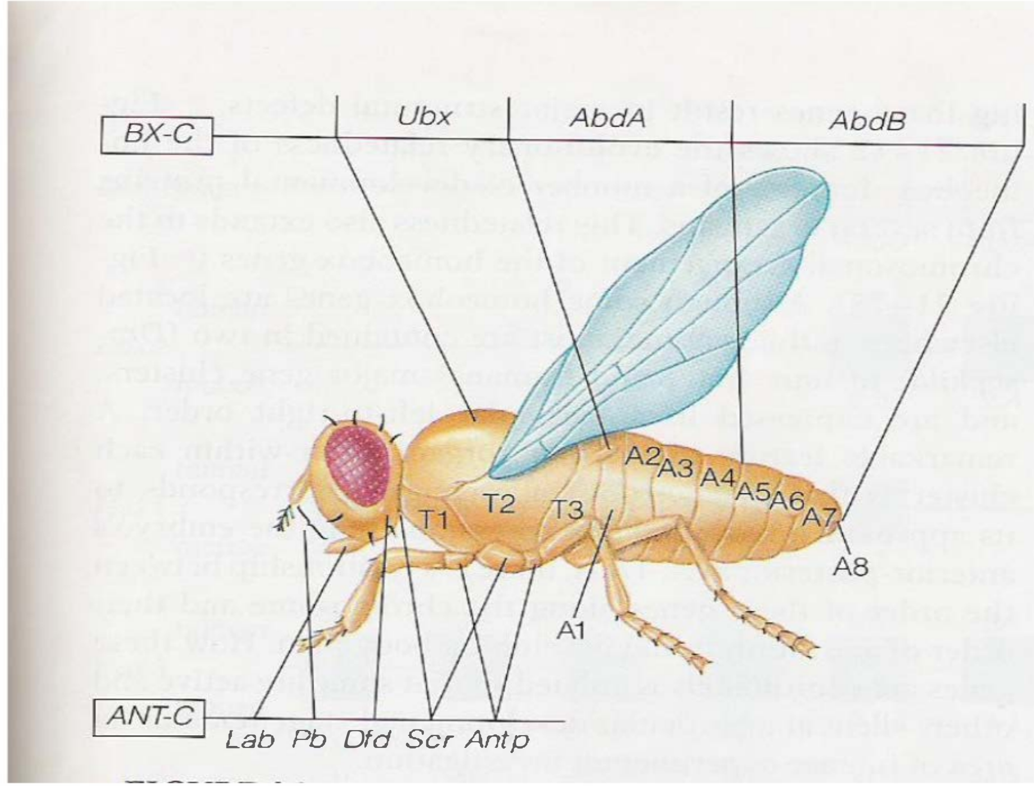
a) Bunlar, gen kompleksleri şeklinde organize olur ve birbirleriyle ilişkili genler, kromozom üzerinde birbirlerine yakın olarak yer alır; bu durum, onların orijinal genlerin duplikasyonu sonucu meydana geldiğinin de bir göstergesidir.

b) Söz konusu genlerin kromozom boyunca 5'→ 3' yönündeki sırası ile bu genlerin sentezlettirdiği ürünlerin embriyodaki **anterior-posterior** (ön-arka) yerleşimi arasında mükemmel bir bağlantı bulunmaktadır. Şöyle ki; bu gen kompleksinin 3' ucunda yer alan genler embriyonun **baş bölgesinde** ifade edilirken, 5' ucunda yer

alan genler embriyonun **posterior** (arka) **bölgesine** yakın kısımlarda ifade edilmektedir. Üstelik *Hox* kompleksinin 3′ ucundaki genler, kendilerinden daha önde yer alan genlere kıyasla gelişimin erken döneminde ifade edilmektedirler. Açıkçası, *Hox* genleri, **metazo**a grubunu oluşturan tüm hayvanlarda, anterior-posterior vücut ekseni boyunca dizilmiş segmentlerin kimliklerini, yani hangi segmentin nerede ve hangi segmentler arasında yer alacağını belirlemektedir

c) Bu kompleks içerisinde yer alan her bir lokus, ***Homeobox*** adı verilen ve evrimsel süreçte hemen hemen hiç değişime uğramamış 180 baz çiftinden ibaret bir DNA dizisini içerir. Bu dizi, DNA'nın bağlanma şekline temel oluşturan kodlamayı yapar. *Homeobox*ların keşfedilmesi, *Hox* ve *Hom* gen ürünlerinin DNA'ya bağlanan ve diğer genlerin transkripsiyonunu kontrol eden **regülatör** (düzenleyici) **proteinler** olduğunu da ortaya koymuştur.

Hox ya da *Hom* genlerinin; normal gelişim sırasında vücudun hangi yapılarının oluşumunu kontrol ettiği, çeşitli yapay mutasyonlarla bu genlerin bazılarından yoksun bırakılmış mutant organizmalar üzerinde yapılan deneysel çalışmalar ile ortaya konmuştur. Hox genlerinde meydana getirilen mutasyonların, çoğunlukla bir segment tipinin başka bir segment tipine dönüşmesiyle sonuçlandığı görülmüştür. Bu tür deneysel çalışmalar, *Drosophila*'da Homeotik (Hom) genlerin ***Bithorax (BX-C)*** ve ***Antennapedia kompleksleri (ANT-C)*** adıyla iki ana grupta toplanabileceğini ortaya koymuştur. *(ANT-C)* genlerinden biri olan ***Antp*** *(antennapedia)* mutasyona uğradığında, normalde böceğin antenlerinin oluşumundan sorumlu olan "Antp proteininin" hücreden kaybolduğu ve antenlerin yerinde bir çift bacağın oluştuğu gözlenmiştir (Şekil 3-2). Bunun anlamı, *Antp* geninin, normalde böceğin antenlerinin oluşumundan sorumlu olduğudur. Aslında, *Antp* geni normal durumda yalnızca ikinci thorax (göğüs) segmentinde (T2) ifade edilir/ işletilir ve bu gen bacaklar dâhil (T2) segmentine özgü vücut parçalarının gelişimlerini kontrol eder (Şekil 7-3). (ANT-C) kompleksinin diğer bazı genleri mutasyona uğratılması ***Lab*** *(labial)*, ***Pb*** *(proboscipedea)*, ***Dfd*** *(deforme)* ve ***Scr*** *(eşey çıkıntısı körelmiş) gibi* yapıları olan bireylerin meydana gelmesiyle sonuçlanmıştır; bu sonuçlar, bu genlerin üçüncü göğüs segmentinden baş segmentine kadar yer alan anterior yapıların oluşumundan sorumlu oldukları anlamına gelmektedir.



Şekil 7-3: *Drosophila'nın iki homeotik gen kompleksi ve onların fonksiyonları: **ANT- C** kanatlar ve ikinci çift bacaklara kadar olan anterior yapıların, **BX-C** ise üçüncü çift bacaklar ile abdominal yapıların gelişiminden sorumludur (Balıçeci'ye göre, Elseth ve Baumgardner, 1995'den).*

Öte yandan, ***Bithorax* (BX-C)** genlerinden diğer biri olan ***Ubx*** (ultrabithorax)'ın mutasyonu, normalde böceğin halterlerinin/denge organlarının oluşumundan sorumlu olan "*ubx* geni proteininin" hücreden kaybolmasına neden olmuş ve bu da üçüncü thorax segmentinde (T3) halterlerin yerine ikinci bir çift kanadın daha oluşumuyla sonuçlanmaştır. Açıkçası, söz konusu *ubx* geninin mutasyonu, halterleri oluşturan T3 segmentinin, kanatları oluşturan ikinci thorax segmenine (T2) dönüşümüne sebep olmaktadır (Şekil 7-4).

(BX-C)'nin Ubx'ten başka, ***AbdA* ve *AbdB*** şeklinde gösterilen iki geni daha bulunmaktadır ve bunların üçüncü göğüs (thorax) segmentinden **abdomen**in (karın bölgesinin) sonuna kadar yer alan yapıların gelişiminden, açıkçası **T3**'ten **A8**'e kadar olan segmentlerin dönüşümünden sorumludurlar (Şekil 7-3).



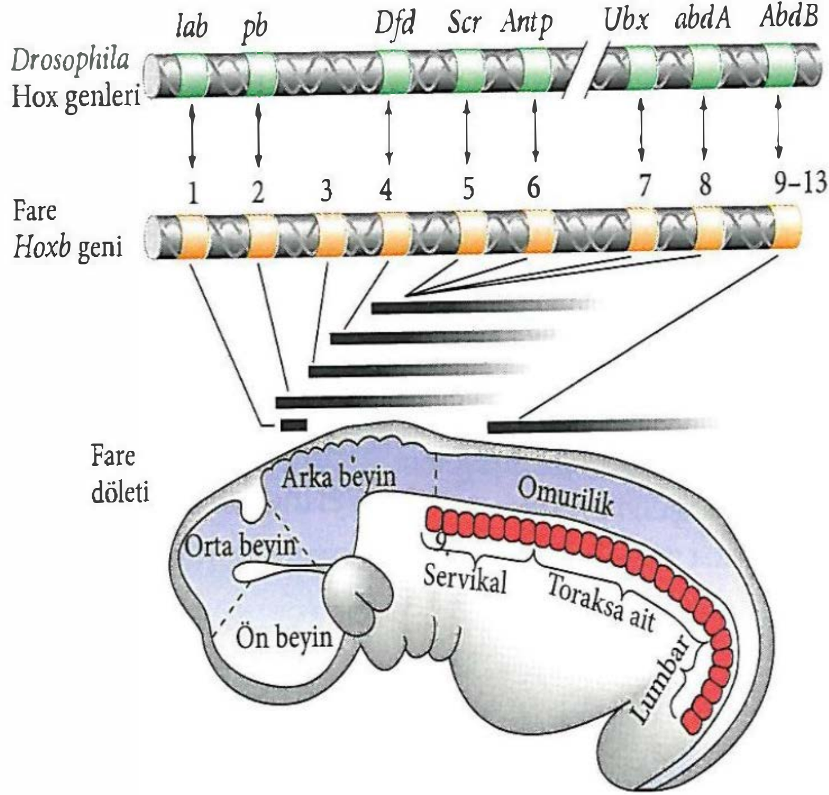
(Şekil 7–4):Drosophila'da, ***Bithorax*** **(BX-C)** *genlerinden biri olan Ubx'in mutasyonu sonucu T_3 segmentinden denge organları halterlerin yerine ikinci çift kanatların meydana gelmesi.(Balıçeci'ye göre ve Elseth ve Baumgardner, 1995'den).*

Görüldüğü gibi, *Hox* genlerinin ürünleri, belirli bir yapıyı oluşturmaktan çok, embriyoda bu yapıların oluşacağı bölgeleri belirlemektedir. Dolayısıyla, *Hox* genlerinin ürünleri, yani bu genlerin şifrelediği proteinler "**transkripsiyon faktörleri**" olup **hedef genlerin** (olasıdır ki yapısal genlerin) promoter, enhanser ya da cis-regülatör olarak isimlendirilen **DNA kontrol bölgelerine** bağlanarak onların traskripsiyonlarını düzenlemektedir. Regülatör peoteinler tarafından belirlenen bölgelerde, hedef genlerin ifade edilmeleriyle de ilgili fenotipik özellikler oluşmaya başlar.

7. 2. 1. Hox Lokuslarının Evrimi

Hox genlerinin hepsinde muhafaza edilmiş ortak bir **homeobox dizisinin** bulunması ve kromozom üzerinde belirli bir düzende yer almış olmasının anlaşılması, *Hox* genleri kümesinin/ kompleksinin bir seri gen duplikasyonu sonucunda evrimleştiğini ve onların tek bir gen familyasının üyesi olduğunu göstermektedir. Şekil 7-3'de görülen

*Drosophila*daki **8** adet *Hox* geni ve onların şifrelediği proteinler, DNA'ya bağlanmayı gerçekleştiren spesifik bir amino asit sekansına sahiptir ve bunlar gen içerisinde **homeobox**, protein içerisinde ise **homeodomain** olarak isimlendirilir. Homeobox halkalı solucanlar, kuşlar, fareler ve insan dâhil diğer memelilerde bulunmakta ve embriyonik segmentasyonun gelişmesiyle ilgili anahtar yapı içerisinde yer almaktadırlar. Memeliler, genomlarının farklı kısımlarında yer alan ve ***Hox* a, *Hox b*, *Hox c*, *Hox d*** olmak üzere dört *Hox* geni kompleksine ve toplam **13** farklı *Hox* genine sahiptir. Çok daha kompleks olmakla beraber, omurgalı *Hox* genlerinin ifade modelleri de, genellikle spesifik anterior-posterior ifade modelleriyle benzerlik göstermektedir **(**Şekil 7–5**)**.



Şekil 7–5: Bir omurgalı (fare) arka beyninde Hox genlerinin segmente özgü fonksiyonları (Futuyma'ya göre, McGinnis ve Krumlauf,1992'den).

1990'lı yılların sonlarında Rosa ve arkadaşlarının yaptıkları çalışmalarla, **bilateral simetriye** sahip başlıca hayvan gruplarının belirli bir Hox geni takımı ile karakterize edildiklerini ortaya koymuş; ayrıca, Hox geni komplekslerindeki spesifik bazı değişiklikler ile belirli hayvan gruplarında önemli fenotipik farklılıkların ortaya çıkışı arasında bir paralellik olduğu da gösterilmiştir. Örneğin, Hox genlerinin evrimi sonucunda *abdominal-B* lokusunun, (*AbdB*)'ye

dönüşmesi ile bilateral simetrili hayvanların meydana gelmesi arasında yakın bir ilişkinin olduğu saptanmış durumdadır.

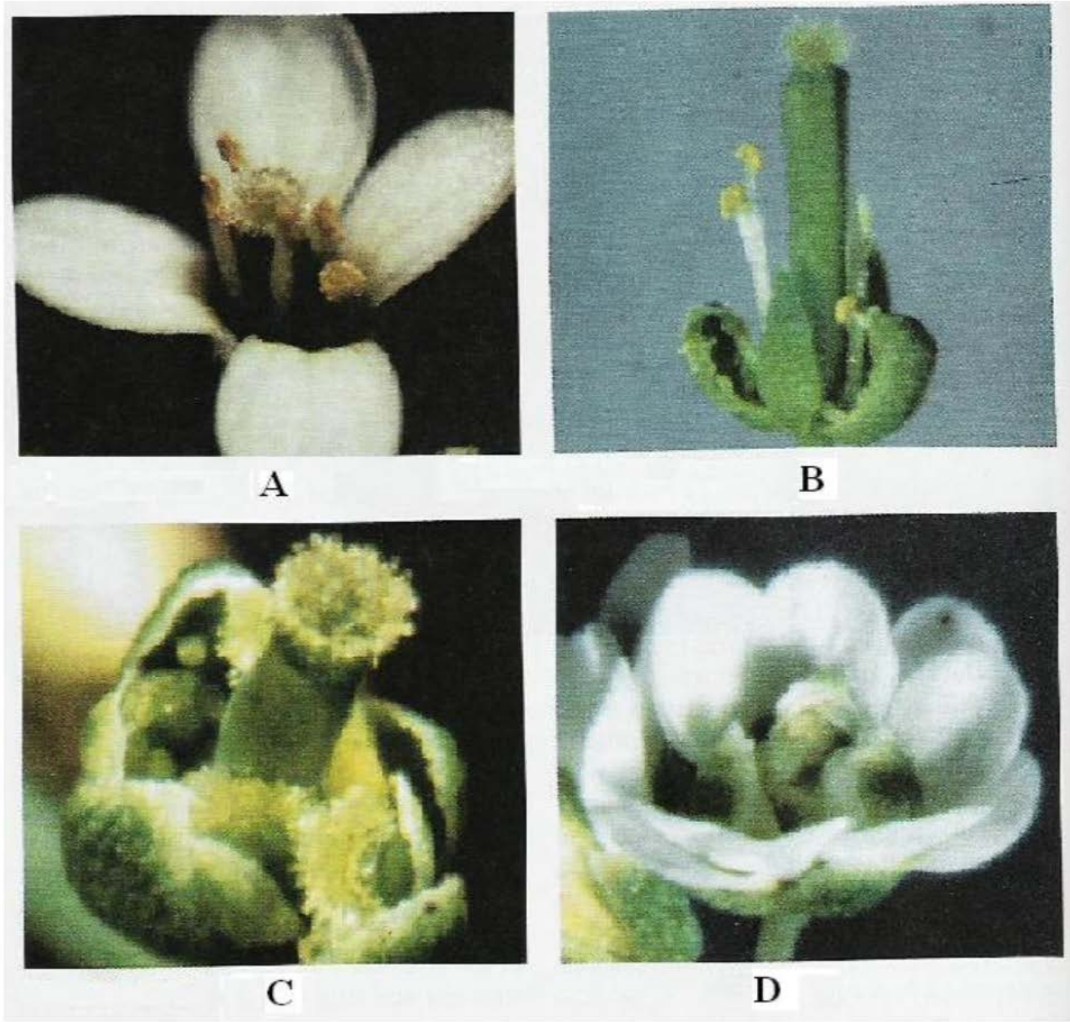
Hox genlerinin birçok kereler duplikasyona uğramış olması, hayvanların farklılaşmasında önemli rol oynamış olduklarının da kuvvetli bir göstergesidir. Şöyle ki; denizkestanelerinde yalnızca bir tane *Hom* gen kümesi bulunurken, farelerde dört *Hom* gen kümesi bulunmaktadır. Bunun anlamı, bazı spesifik gen duplikasyonlarının, belirli hayvan gruplarının kökeni ile ilişkili olduğudur. Hox kompleksindeki genlerin duplikasyonu ve işlevselliği, Kambriyen patlaması da yeni **genlerin** ve **yeni gelişim programlarının** ortaya çıkışıyla açıklanmaktadır.

7.2.2. Hox Genlerinin İfade Edilmesi ve Fenotipik Farklılıkların Meydana Gelmesi

Bu noktada, "*Hox* genlerinde meydana gelen değişimlerin, canlılarda fenotipik farklılıklara nasıl yol açtığı" sorusunu cevaplama gereği ortaya çıkmaktadır. Kambriyen sonrası dönemde, hayvanların vücut planlarında ortaya çıkan çeşitlenmenin, *Hox* gen kümesindeki lokusların sayısal değişimlerden çok, bu genlerin ifade edilme zamanlarında ya da onların konumlarında meydana gelen değişimlerden kaynaklandığı, yapılan çalışmalardan anlaşılmıştır.

Son zamanlarda araştırmacılar, hangi doku ve yapıların hangi genlerin kontrolünde geliştiğini ortaya koyma çalışmalarına yönelmişlerdir. Örneğin, angiosperm (kapalı tohumlular) grubu bitkilerin çiçeklerinin evrimi ile ilgili olarak yapılan çalışmalar, dikotiledonlarda sepallerin (çanak yaprakların), petallerin (taç yaprakların), stamenlerin (erkek organların) ve karpelin (dişi organ) dörtlü bir sarmal şeklinde ortaya çıkmasının **A, B** ve **C** şeklinde sembolize edilen üç grup **transkripsiyonel faktörün** varlığına bağlı olduğunu ortaya koymuştur (Şekil 7 - 6).

Şekil 7-6'daki A-geninin tek başına ifadesiyle sepaller, A- ve B-genlerinin birlikte ifade edilmesiyle petaller, B- ve C-genlerinin birlikte ifade edilmesiyle stamenler, C-geninin tek başına ifade edilmesiyle de karpel meydana gelmektedir. Çiçeklerin gelişimi sırasında bu genlerden birinin veya birkaçının ifade edilmesinin engellenmesi, çiçeğin bu dört yapısından birinin diğerine dönüşmesiyle sonuçlanmaktadır. Örneğin, bir dikotiledon bitki türü olan *Arabidopsis thaliana*'da B-geninde meydana gelen mutasyon (Apetala3 = ap3) petallerin sepallere ve stamenlerin de pistillere dönüşümüyle sonuçlanmaktadır.



Şekil 7 -6: Arabidopsis thaliana çiçeğinde dört büyük mutasyonun sonuçları.(A)Yabanıl tip, (B) apetal-2 (sepal ve petallerin gelişmemesi), (C) ap3 için homozigot (apetala-3) yani petallerin ve stamenlerin gelişmemesi, D (ag) yani stamenlerin ve karpelin (cinsiyetin) gelişmemesi (Bahçeci'ye göre, Hartl ve Jones, 1998'den).

7. 3. YENİ ÖZELLİKLERİN VE YENİ YAPILARIN EVRİMİ

Yeni fenotipik özelliklerin **makroevrimini** açıklamaya yönelik birçok evrimsel yol bulunmaktadır. Bu evrimsel yolların bazıları aşağıda ele alınmıştır.

a) Bir özellik yeni bir yapı olarak ya da önceden var olan bir yapının yeni bir modifikasyonu olarak ortaya çıkabilir. Örneğin, **sesamoid** tipi kemikler çoğunlukla embriyonik kıpırdanışlara tepki olarak bağ dokudan gelişir. Bu gibi kemikler, gelişimin daha sonraki evrelerinde yeni iskeletin bazı parçalarına dönüşeceklerdir ki,

bunların en iyi örneklerinden biri dev pandaların **ekstra parmağı**, diğeri de reptillerde olmayan fakat memelilerin bacağında bulunan **patella** (diz kapağı)'kemiğidir. Yeni özellikler ilk ortaya çıktıklarında, avantajlarının olup olmadığı ebetteki düşünülür. Örneğin, en eski **titanotherlerin** burun bölgelerindeki hafif kalınlaşma, birçok toynaklı hayvan grubunun erkeklerinin kafa kafaya dövüşmelerinde bir avantaj olmuş ve bu kalınlaşmanın bir kez ortaya çıkmasıyla, eşeysel seleksiyon daha büyük boynuz benzeri yapıların gelişmesinden yana işlemiştir.

b) Bir özellik, diğer adaptif özelliklerin ürünü tarafından geliştirilebilir. Bu yolla meydana gelen yeni bir özelliğin, başlangıçta adaptif bir değeri olmayabilir, fakat daha sonraları bazı özel durumlarda adaptif bir fonksiyona hizmet edecek şekilde modifiye edilebilir. Örneğin, azotlu atıklarını, yani boşaltım ürünlerini, ürik asit kristalleri şeklinde vücut dışına atan böcekler, söz konusu ürünleri amonyak veya üre şeklinde dışarı atanlara kıyasla daha az su kaybederler. Boşaltım ürünlerinin ürik asit şeklinde atılması elbette ki bir adaptasyondur, fakat ürik asidin beyaz renkli oluşu bir adaptasyon değildir. Bununla beraber, bir çeşit beyaz kanatlı kabak kelebeğinde (*Pieris rapae*) olduğu gibi, bazı kelebekler, ürik asidi kanat pulları arasına hapseder; böylece kazanılan beyaz renk, ısı regülasyonunda ve muhtemelen kamuflaj gibi başka fonksiyonlarda da rol oynar.

c) Bir özelliğin atasal fonksiyonu önemli hale gelebilir ve bu da onun modifiye edilmesine yol açar. Bu, özellikle, atasal özelliğin diğer bir fonksiyonunun kaybedilmesi durumunda söz konusu olabilir. Örneğin, kertenkeleler avlarını yakalamak için dillerini ilkel biçimde kullanırlar. Varanları da kapsayan kertenkele hattının tüm üyelerinin dilleri serbest olarak hareket edebilmekte ve daha çok **kemoreseptör** olarak fonksiyon yapmaktadır; fakat avlarını çeneleriyle yakalamaktadır. Gerçekten, pek çok yılanda kas ve kemik sistemi, üzerinde dişlerin yer aldığı maksillar (çene) kemiğini ileri ve geri doğru hareket ettirerek avların ağız içerisine çekilmesini sağlamaktadır.

d) Atasal bir fonksiyon sonradan farklı fonksiyonlara dönüşebilir. Örneğin, birçok sürüngen, hareket etmelerini sağlayan kasların kaburgaları ile derilerinin altına yerleşmiş olması nedeniyle, koşarlarken etkin bir şekilde nefes alıp veremezler. Kuşlar ve memelilerde, kas girişleri omurga üzerine gelecek şekilde yer değiştirmiş olduğu için soluma ile uçma/koşma birbirlerinden bağımsız hale gelmiştir. Dolayısıyla, bu hayvanların koşmaları ya

da uçmaları sırasında rahatlıkla nefes almalarında bir engel kalmamıştır.

e) Divergensli duplikasyon, gen ve protein düzeyinde olduğu gibi, morfolojik seviyede de çeşitlenmeye sebep olmaktadır. Örneğin, memelilerde dişlerin çeşitlenmesi, inanılmaz derecede fonksiyonel olanaklar sunmuştur; şöyle ki, azı (molar) dişleri besin maddelerinin dilimlenme ve öğütülmesini, köpek (canin) dişleri besin maddelerinin delinerek parçalanmasını gerçekleştirirken, fillerin uzun dişlerinin beslenmeden ziyade sosyal ilişkilerin kurulmasında rol aldığı bilinmektedir.

f) Bir özelliğin fonksiyonundaki değişimler selektif rejimi değiştirir ve bu da onların modifikasyonlarına öncülük eder. Başlangıçta Darwin tarafından tanımlanan bu ilke, makroevrimde en önemli ilkelerden biri olup her organizma grubu bunun sayısız örneklerini sunmaktadır. Örneğin, arının iğnesi onun modifiye olmuş **ovipozitoru** (yumurta bırakma borusu)'dur. Soğuk sularda yaşayan deniz kuşlarının ve diğer sucul kuşların kanatları, gerek havada ve gerekse suda aynı tarzda kullanılırken, penguenlerin kanatları önemli ölçüde modifiye olarak su altında yüzmeyi sağlayacak hale gelmiştir. Yılan balığının avını öldürme ve elektrik şokundan kendini koruma yeteneği, diğer birçok balık familyası üyelerinin bulanık sularda yön bulma ve haberleşmede kullandıkları çok daha zayıf elektrik alanı meydana getirme kapasitelerinin daha gelişmiş durumudur.

7. 4. GELİŞİMSEL SINIRLAMALAR VE MORFOLOJİK EVRİM

Geleneksel **Neo-Darwinizm** teorisi, doğal seleksiyonun, genetik sürüklenmenin ve gen akışının genetik varyasyonun ham materyali (mutasyon) üzerine nasıl etki ettiğini ve bunun sonucunda şaşılacak çeşitlilikte organizmanın nasıl meydana gelişini açıklamaktadır. Fakat bu teori, organizmaların niçin bazı özellikleri geliştiremediklerini ya da belirli yönlerde evrimleşemediklerini, örneğin, kurbağaların ön ekstremitelerinde niçin dörtten fazla parmak olmadığını açıklar mı? Bu gibi durumlar, evrim üzerinde bazı sınırlamaların olup olmadığını gündeme getirir.

Yapılan araştırmalar, evrimle ilgili çeşitli sınırlamaların olduğunu ortaya koymuştur. Bunların bazıları evrensel olup bütün organizmaları etkiler. Evrensel sınırlamaların bir örneği, morfogenezis sırasında sabit yer çekiminin varlığıdır. Diğerleri, lokal düzeyde filogenetik sınırlamalar olup sadece akraba olan bir grup organizmayı

etkilemektedir. Evrimle ilgili çeşitli sınırlamalardan bazıları aşağıda kısaca ele alınacaktır.

a) **Fiziksel Sınırlamalar**: Kemikler, epidermis, DNA ve RNA gibi biyolojik materyaller, bazı yapıların evrimleşmesine/değişmesine olanak vermez. Fiziksel sınırlamalar, filogenetik olarak yalnızca bir organla sınırlı kalacak şekilde lokal olabilir. Örneğin, böcekler oksijen ve karbon dioksit değişimini, vücutları içerisinde ince ve dar tüpler şeklinde yayılmış olan **trake sistemlerinde** difüzyon yoluyla gerçekleştirir. Difüzyon hızı ile ilgili sınırlamalar, böceğin ulaşabileceği maksimum vücut büyüklüğünü de sınırlar/ belirler.

b) **Fonksiyonel Sınırlamalar.** Belirli soylarda, bazı özellikler, her zaman için dezavantaj oluşturdukları veya var olan başka bir özelliğin fonksiyonu ile karışmış olabileceği için asla görülmezler.

c) **Genetik sınırlamalar**. Belirli bir fenotipte genetik varyasyon bulunmayabilir. Eğer iki özellik ortak bir morfogenezis yolunu paylaşıyorsa, bu yolun temelini teşkil eden genler, bu iki özelliğin kısmen de olsa birbirlerine değişebilme olanağını sınırlar. Gerçekte, varyasyon ve genetik korelâsyonun yetersizliği/ azlığı gibi genetik sınırlamalar, gelişimsel sınırlamalar ile yakından ilişkilidir

d) **Gelişimsel Sınırlamalar**. Bazı araştırmacılar 1985'li yıllarda, gelişimsel sistemin yapısı, karakteri, kompozisyonu veya dinamiklerinin sebep olduğu çeşitli fenotiplerin ortaya çıkmasıyla ilgili gelişimsel sınırlamaların olduğunu ileri sürmüşlerdir.

Gelişimsel sınırlamalar laboratuar ortamında embriyolojik ve genetiksel manipulasyonlar ile gösterilebilmektedir. Araştırmacılar bir deneme sırasında, semender (*Ambystoma*) ve kurbağa (*Xenopus*) larvalarının bacak tomurcuklarına sürekli olarak mitoz bölünmeyi engelleyen kolşisin maddesini uygulamış ve sonuçta semenderde **postaksial**, kurbağada ise **preaksial parmakların** gelişmediğini gözlemişlerdir. Bu bulgu, söz konusu iki organizmada parmak farklılaşması düzeninin farklı olduğunu gösterdiği gibi, son parmakların oluşumunun kolşisine daha duyarlı olduğunu da göstermektedir. Bu bulgular, ayrıca evrimsel trendi/ yönü de güçlü bir şekilde yansıtmaktadır. Açıkçası, evrimsel süreçte semenderler postaksial parmaklarını daha sık kaybederken, kurbağalar preaksial parmak azalmasına maruz kalmışlardır. Herne kadar bu çalışmada parmak sayısındaki varyasyon yapay olarak meydana getirilmişse de, sonuçlar göstermektedir ki, gelişimsel sistemlerde doğal olarak meydana gelen varyasyon, aslında türe özgü gelişimsel programlar tarafından sınırlanabilmektedir.

8.BÖLÜM

YERYÜZÜNDE HAYATIN/CANLILIĞIN BAŞLAMASI

Yeryüzünde hayatın nasıl ve ne zaman başladığı sorusuna, insanlık tarihi boyunca düşünen herkes, filozoflar, bilim insanları cevap vermeğe çalışmış; her çağın bilimsel ve teknik düzeyine, hatta hakim felsefik görüşlerine göre çeşitli hipotezler ileri sürülmüştür.

8.1. HAYATIN BAŞLAMASINDAN ÖNCE YERKÜRENİN DURUMU

Yeryüzünde hayatın nasıl ve ne zaman ortaya çıktığı sorusu kadar, hayatın ortaya çıktığı yeryüzünün/hatta yerkürenin kendisinin nasıl oluştuğu sorusu da önemlidir. Yer Bilimi (**Jeoloji**) derslerinizden anımsayacağınız gibi, fizikçilerin büyük bir çoğunluğu, günümüz evreninin yaklaşık 14 milyar yıl önce, son derece yoğun durumdaki maddenin **big-bang** adı verilen büyük patlama sonucu meydana geldiği konusunda görüş birliği içerisindedir. Büyük patlamadan kısa bir süre sonra, elementer parçacıklardan **hidrojen** oluşmuş ve hidrojenden de diğer elementler meydana gelmiştir. Yaklaşık 10 milyar yıl önce, bir toz ve gaz bulutundan **galaksimiz** meydana gelmiştir. Evrenin ortaya çıkışından sonra madde; özellikle yıldızların patlaması (**süpernovalar**) sırasında, yıldızlar arası uzaya dağılmış ve ikinci bir kez daha yoğunlaşmıştır. Bunun sonucunda **Güneş**'imizin de üyesi olduğu üçüncü nesil yıldızlar oluşmuştur. **Meteoritlerin**

(göktaşları) ve **Ay taşlarının** radyometrik tarihlenmesinden elde edilen verilere dayanarak Güneş Sistemimizin yaklaşık 4,5 milyar yıl önce oluştuğu anlaşılmıştır. Yerküremiz de yaklaşık aynı yaştadır; ancak, oluşan yer kabuğunun subdüksiyonu (derinlere batması) gibi jeolojik olaylar nedeniyle, yeryüzünde bilinen en yaşlı kayaçlar ancak 3,8 milyar yıl öncesine tarihlenebilmiştir. Yerküre, büyük bir olasılıkla, çok sayıda küçük cisimlerin çarpışması ve bir araya gelerek birbirlerine bağlanmalarıyla oluşmuş; bu çarpışmalar sırasında, inanılması zor derecede yüksek bir ısı açığa çıkmıştır.

İlkel yerküre su buharı ve az miktarda oksijen gazının serbest kalmasıyla soğurken, etrafında katı bir kabuk oluşmuştur. Yerküre soğurken sıvı sudan ibaret ilk okyanuslar da oluşmuş ve hızla günümüz tuzlu okyanuslarına dönüşmüştür. Yaklaşık 4 milyar yıl önce, yerkürede küçük kara parçaları **(ilk kıtalar)** meydana gelmiş ve bir milyar yıllık bir süre içerisinde, bu küçük kara parçaları daha büyük kara kütleleri haline geçmiştir.

8.2. HAYATIN KÖKENİ

Yeryüzünde hayatın nasıl başladığına ilişkin çeşitli görüşler ileri sürülmüştür. Bunların başlıcaları **Ekstraterrestrial görüş, yaradılış görüşü** ve **biyolojik evrim görüşü**dür.

8.2.1. Ekstraterrestrial Görüş

Bu görüşe göre, hayat madde ile birlikte ezelden beri vardır ve bu nedenle de başlangıcı yoktur. Bir anlamda, hayatın kökeninin dünyamız dışında, yani evrende olduğunu kabul eder. Evrende hayatın var olup olamayacağı sorusuna geçmeden önce, dünyamıza özgü hayat formunu biraz daha yakından incelemek gerekmektedir.

Yerküre üzerinde hayatın gelişebilmiş olması, gezegenimizin yapısı ve Güneşe olan uzaklığıyla yakından ilişkilidir. Eğer dünya bugünkü konumuna göre Güneşten daha uzakta yer almış olsaydı; daha soğuk olacak ve kimyasal reaksiyonlar çok daha yavaş yürüyecekti. Ayrıca, su katı halde (buz) ve birçok karbonlu bileşik kolay kırılabilecek yapıda olacaktı. Eğer dünya bugünkü konumuna göre Güneşe daha yakın olsaydı; daha sıcak olacak ve kimyasal bağlar daha kararsız ve çok az sayıda karbon bileşiği dayanıklı yapıda olacaktı. Açıkça görülmektedir ki, **karbona dayalı hayat formu**, yeryüzünün sahip

olduğu dar bir temperatür aralığında mümkündür ve bu temperatür aralığı, dünyanın güneşe olan mesafesiyle ilgilidir.

Öte yandan, yerküre üzerinde gelişmiş hayat formu, gezegenimizin büyüklüğü ile de yakından ilgilidir. Eğer dünya bugünkünden daha küçük olsaydı, etrafında atmosferi tutabilecek bir çekim kuvvetine **(yer çekimi)** sahip olamayacak; daha büyük olsaydı, etrafında çok yoğun bir atmosferi tutacak ve bu atmosfer de güneş ışınlarını absorbe ederek yeryüzüne ulaşmasını engellemiş olacaktı ki, her iki durumda da anladığımız anlamda bir hayatın, yani karbona dayalı hayatın oluşması ya da devamı söz konusu olamayacaktı.

Birçok gezegenin dünyamızınkine benzer fiziksel özeliklere sahip olduğu, güneş sistemindeki gezegenlerde karbonlu bileşiklerin bulunduğu kesin olarak bilinmektedir. Örneğin, çeşitli gezegenlerin atmosferlerinde **metan** gazının bulunduğu, kuyruklu yıldızların **(kometler)** çeşitli karbonlu bileşikleri ve hatta **buz halinde suyu** içerdiği spektrofotometrik analizlerle gösterilmiştir. Günümüzde çeşitli gök taşlarının incelenmesiyle, bunların içerisinde çok az miktarda mikroorganizma artığının bulunduğu ileri sürülmektedir. Bu mikroorganizmaların dış görünüşleri bakımından fosil alglere benzediği fakat bugün yeryüzünde yaşayan canlılardan hiç birine benzemedikleri de belirtilmektedir. Bu tür kalıntıların **ekstaterrestrial**

(dünya dışı) hayatın fosil kanıtları olduğu ileri sürülerek, diğer gezegenlerdeki **bakteri sporlarının** yeryüzüne düşen gök taşları **(meteoritler)** ve kuyruklu yıldızlar vasıtasıyla yerküreye ulaştıkları ve burada hayatın başlamasına kaynaklık ettikleri iddia edilmektedir.

Ekstraterrestrial teori; uzak bir gezegenden bir organizmanın veya sporlarının, uzunca bir süre çok yüksek ya da çok düşük sıcaklıklara, hatta öldürücü ışınlara maruz kalmasına rağmen zarar görmeden yeryüzüne nasıl ulaştığını açıklayamadığı gibi, o gezegende hayatın nasıl ortaya çıktığını da açıklayamamaktadır. Ancak bu noktada, hayatın başka gezegenlerde olmadığı anlamı da çıkarılmamalıdır. Uzayda tek başımıza olmadığımızın ipuçları sezinlenmekte, fakat insanoğlu henüz bunu gösterebilecek araç-gereç ve teknolojiden yoksun bulunmaktadır.

8.2.2. Yaradılış Görüşü

Bu görüşe göre, yeryüzünde hayat doğa üstü ya da ilahi güçler tarafından başlatılmıştır. Bütün tek tanrılı dinlerin kutsal kitaplarında yer alan bu görüşün bilimsel olarak test edilmesi, en azından bu gün için, mümkün görünmemektedir.

Amerika Birleşik Devletlerinde 1970'li yıllarda başlatılan, daha sonraki yıllarda ülkemizde de geniş bir şekilde tartışmaya açılan ve kaynağını **Bilimsel Yaradılışçılık** (Scientific Creationism)'tan alan bu görüşün objektif bir şekilde irdelenmesinde yarar vardır.

Bu görüşe göre, yerkürenin yaşı birçok bilim insanının kabul ettiğinden (**4,5 milyar** yıl) çok daha azdır (yaklaşık yaşı **10 bin** yıl) ve üzerinde yaşayan bütün canlı türleri, ayrı ayrı ve bugünkü durumlarıyla yaratılmışlardır. Yerkürenin yaşının 10 bin yıl kadar olduğunu ve her canlı türünün ayrı ayrı yaratıldığını destekleyen hiçbir bilimsel kanıt yoktur. Böyle bir sonuca ancak inanç temelinden yola çıkılarak ulaşılabilir, fakat bu tür sonuçlar denenebilir değildir ve bu nedenle de bilimsel sahanın dışında kalmaktadır. Oysaki, bilimsel çalışmalarda gözlem ve incelemeye dayanılarak ulaşılan sonuçlar, daha doğrusu **hipotezler**, tekrarlanabilen gözlem ve deneylerle desteklenir ve doğru olduğuna ilişkin kanıtlara ulaşılırsa, o zaman **teori** olur. Bir problemi çözmek üzere yola çıkan bilim insanı, **neden, nasıl** ve hatta bazen **niçin** gibi sorular sorar ve bu sorulara cevap arayarak çalışmalarını sürdürür. Buna karşılık, inanca dayalı görüşlerin deneye tabi tutulması mümkün olmadığı gibi, bu görüşlere karşı neden, nasıl, niçin gibi soruların sorulması da, en azından dine aykırı olacağı için, doğru değildir. Bilimsel çalışmalarda, gözlem ve incelemelerden sonuç çıkarma vardır. Eğer gözlem ve araştırmanın yerini inanç alırsa, ulaşılan sonuç bilimsel bir sonuç olmaz.

Doğa olaylarının çözümüne yönelik yaklaşımlarda, zaman içerisinde değişimin olması bir gerçektir. Söz konusu olaylar o günkü bulguların ışığında açıklanır fakat bu açıklamaların yeni araştırma, yöntem ve cihazların geliştirilmesi sonucu, elde edilecek yeni bilgilere bağlı olarak değişebileceği de vurgulanır. Bu nedenledir ki, bilimsel araştırmalar bir süreklilik gösterir; bir olayın aydınlatılması, başka bir problemin varlığını ortaya çıkarır ve bu süreç devam edip gider. Yaradılış görüşünde ise değişim söz konusu değildir.

Özet olarak ifade edilecek olursa; yaradılış görüşü, herhangi bir bilimsel gözlem ya da inceleme ile desteklenemediği, ilkelerini gözlem ve araştırmalarının sonucundan çıkarmadığı ve öngörülerinin denenebilir olmaması gibi nedenlerden dolayı, bilimsel sahanın dışında kalmaktadır.

8.2.3. Biyolojik Evrim Görüşü

Bu görüş; hayatın, yerkürenin başlangıç evrelerindeki sürekli ve aşamalı kimyasal reaksiyonlar sonucunda ortaya çıktığını kabul eder. ***Kimyasal***

__evrim__ olarak da ifade edilen bu süreçte; canlı organizmaları oluşturan organik bileşikler, anorganik ve biyolojik olmayan (__abiyotik__) maddelerden meydana gelmişlerdir. Anlaşılacağı üzere, __biyolojik evrim görüşü;__ dünyanın oluşumu, ilkel atmosferin durumu ve serbest oksijenin meydana gelmesi gibi __jeolojik evrim__ ile anorganik ve abiyotik maddelerden organik moleküllerin sentezlenmesi gibi __kimyasal evrimi__ de kapsamaktadır.

"Canlı" olarak tanımlanabilen en basit şeyler, kompleks molekül agregasyonları (yığınları) şeklinde gelişmiş olmalıdır. Elbette bu agregasyonlar fosil kayıt bırakmamışlardır; onların oluşumu kimyasal ve matematiksel teorilere, laboratuar deneyleri ve bilinen en basit canlı formlarından yola çıkılarak yapılan tahminlere dayandırılmaktadır. Ancak araştırmacılar, hayatın ortaya çıkışının gerçek modelini/modellerini geliştirebileceklerini de ümit etmektedirler.

Hayatı/canlılığı tanımlamak zor olsa da; eğer bir araya toplanmış molekül yığınları çevreden enerji yakalayabiliyor, bu enerjiyi kendisini replike etmek (kendi benzerini yapmak) için kullanabiliyor ve bu sayede gelişip çoğalabiliyorsa, bu molekül yığınının **canlı** olduğu kabul edilir. Canlılarda bu fonksiyonlardan; kendini replike etme ve bilgiyi taşıma işlemlerinin **nükleik asitler**, nükleik asitlerin replikasyonun gerçekleşmesi ve enerji transferini geçekleştirme işlemlerinin ise **proteinler/enzimler** tarafından gerçekleştirildiği bilinmektedir.

Abiyotik ortamlarda, amino asitlerin L- ve D-izomerlerinin hemen hemen eşit oranlarda sentezlenmesine karşın, canlı sistemlerdeki protein sentezinde yalnızca L-izomerlerinin kullanılması, genetik kodun (biyolojik şifrenin) ve protein sentez mekanizmasının tüm canlılarda aynı olması gibi bulgular, **canlıların ortak bir kökene** sahip olduklarının da bir göstergesidir **(monofiletik teori)**.

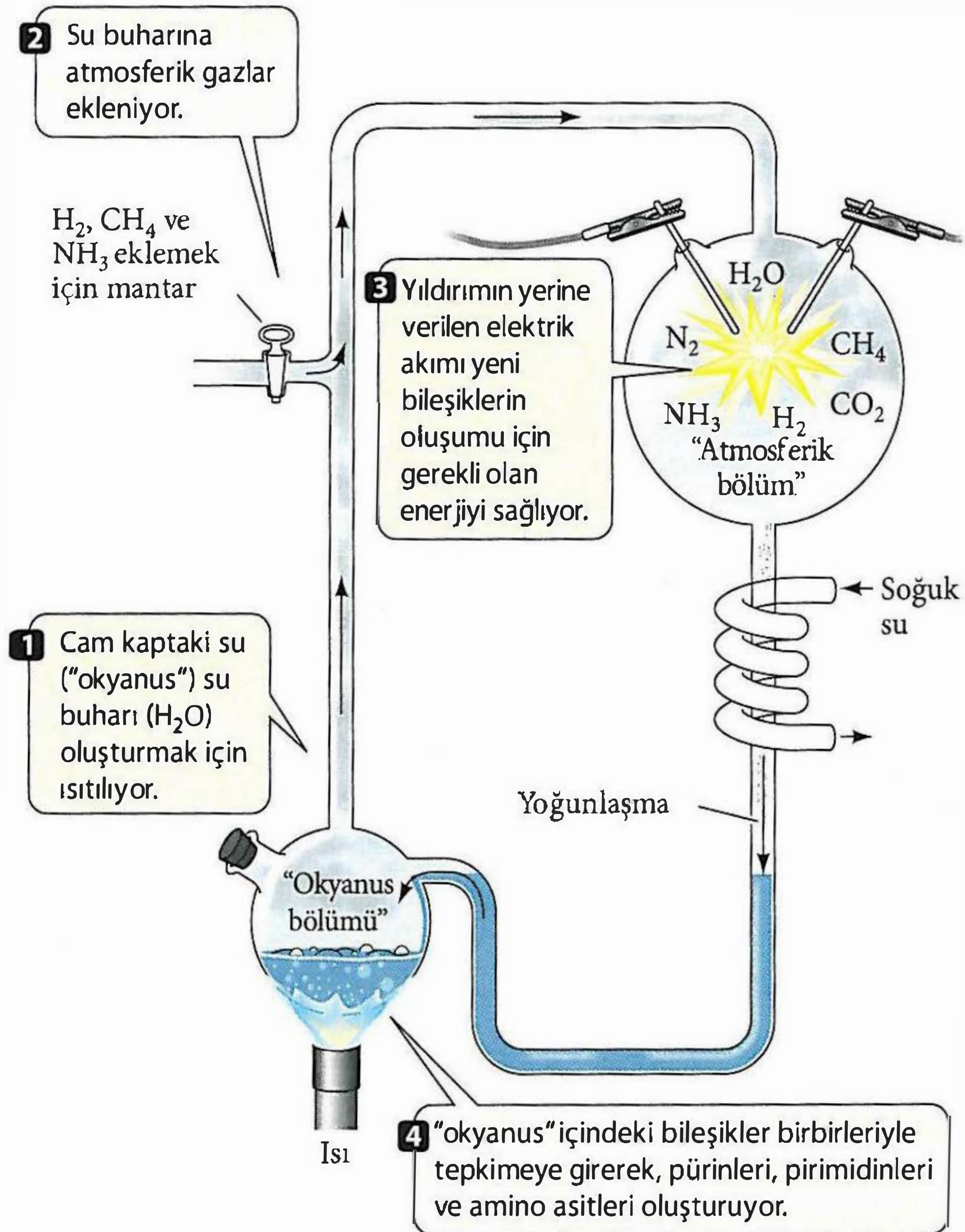
Hayatın kökeninin açıklanmasındaki en zor problem, bilinen tüm canlı sistemlerde yalnızca nükleik asitlerin replike olması fakat bu replikasyonun nükleik asitler tarafından şifrelenen proteinlerce (enzimler gibi) gerçekleştirilmesidir. Bu tür problemlere karşın, hayatın kökeni ile ilgili olası basamaklardan bazılarının anlaşılması yönünde önemli bulgular sağlanmıştır. Bu basamaklardan birincisi, "kompleks organik moleküllerin abiyotik kimyasal reaksiyonlarla meydana getirilebildiklerinin anlaşılmasıdır". İlkel atmosfer koşullarını taklit ettiği meşhur denemesinde S. Miller, içerisine **metan (CH_4), amonyak (NH_3), hidrojen gazı (H_2)** ve **su buharını (H_2O)** doldurduğu bir deney düzeneğinden elektrik akımını geçirmiş (Şekil

8-1) ve bu gaz karışımından amino asitlerin, hidrojen siyanürün (HCN) ve formaldehitin (H_2CO) meydana geldiğini; bunların başka reaksiyonlara maruz kalmasıyla da basit şekerlerin, diğer bazı amino asitler ile pürin ve pirimidin bazlarının oluştuğunu deneysel olarak göstermiştir. Gerek amino asitler ve gerekse organik bazlar hayatın evrilmesinde **anahtar moleküller**dir. Prebiyotik atmosferin serbest oksijen içermemesi ve o dönemde çürükçül mikroorganizmaların bulunmaması, sentezlenen moleküllerin oksidasyon yoluyla ya da çürükçül mikroorganizmalar tarafından geri parçalanmamasını engellemiştir. Ve böylece onlar, milyonlarca yıl boyunca ilk denizlerde birikmişlerdir.

Bu gibi basit moleküller, replike olabilen polimerleri oluşturmuş olmalıdır. RNA'nın bizzat kendisini replike etmek dahil, çeşitli katalitik etkilere sahip olması, ilk replikatörlerin kısa RNA (veya RNA benzeri) molekülleri olduğunu düşündürmektedir. Son zamanlarda yapılan denemeler, yüzeylerine RNA absorbe edilmiş kil partiküllerinin lipid bir zarın oluşumunu ve onun da amino asitleri birbirlerine bağlayarak kısa bir proteinin polimerizasyonunu kataliz ettiğini göstermiştir.

Hayatın kökenini açıklamağa yönelik olası basamaklardan ikincisi, "replike olabilen moleküllerden meydana gelmiş fakat canlı olmayan sistemler üzerinde doğal seleksiyon ve evrimin işleyebileceğidir". 1970'li yıllarda, Speigelman, RNA'ları, QB fajından izole ettiği RNA polimeraz enzimini ve nükleotid bazlarını hücreden bağımsız bir ortama koyduğu zaman, söz konusu enzim tarafından farklı oranlarda farklı RNA sekanslarının replike edildiğini gözlemiştir. Bu çalışmada, replikasyonu kataliz eden enzimin canlı sistemden (QB virüsünden) izole edilmiş olması nedeniyle; bu denemenin hayatın ortaya çıkışındaki en erken basamaklarla ilgisi yoktur, fakat replike olan makromolekül sistemlerinin evrimleşebildiğine ilişkin güçlü kanıtlar sunmaktadır.

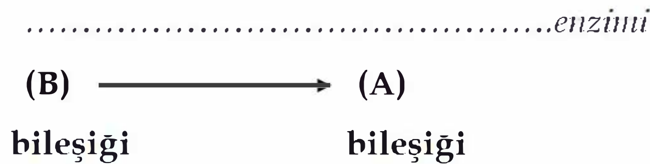
Hayatın başlangıç evrelerinde mutasyonların hızının yüksek olması nedeniyle, uzun RNA sekansları replike olamamıştır. Bununla beraber, iki ya da daha fazla makromolekül çiftinden biri diğerinin replikasyonunu kataliz ederse, daha büyük bir **genom** evrimleşebilir. Proteinlerin evriminden önce fenotipler yoktu, yalnızca genotipler vardı. Dolayısıyla, ilk genlerin belirli bir baz sekansına sahip olma zorunluluğu da söz konusu değildi.



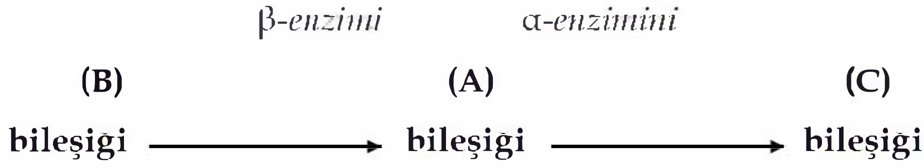
Şekil 8-1: Miller deneyi (Futuyma, 2005'ten).

8.2.3.1. Biyokimyasal Yolların Evrimi

Günümüzden yaklaşık 3,5 milyar yıl önce ortaya çıkan **ilk canlı organizmaların/ hücrelerin,** besin olarak çevrelerinde hazır halde bulunan ve abiyotik olarak meydana gelmiş karbonhidratları, amino asitleri ve diğer organik bileşikleri kullanan **heterotroflar** olması çok güçlü bir olasılıktır. Ancak, bu canlıların sayısı artarken çevrelerindeki hazır besin maddelerinin miktarının da hızlı bir şekilde azalmaya son derece doğaldır. Söz konusu besin maddelerinin oluşum hızının, heterotrofların çoğalma hızından daha yavaş olması nedeniyle, bu ilk canlılar arasında besinler için bir **rekabet** başlamış olabilir. Bu rekabet ortamında, doğal seleksiyon, geçirdiği bir mutasyon sayesinde kendi besinlerini sentezleyebilme yeteneği kazanmış daha önceden kazanmış organizmalardan yana işler. Dolayısıyla, böyle bir mutasyona sahip organizmalardan yana işleyen seleksiyon alternatif besin maddelerini kullanabilme yolunu da açmış olur. Örneğin, hücrenin yaşaması için gerekli olan ve başlangıçta besin ortamında hazır olarak bulunan bir **(A)** bileşiğinin miktarı, fazla tüketim nedeniyle hızlı bir şekilde azalırsa ve bu arada bazı hücreler, ortamda bol miktarda bulunan ham materyal içerisindeki (**B**) bileşiğinden (A) bileşiğinin sentezlenmesi reaksiyonunu kataliz eden **α-enzimini** şifreleyen gene önceden sahip olmuşlar ise (mutasyonla); bu durumda söz konusu hücreler,



reaksiyonu sayesinde söz konusu (A) bileşiğini şifreleyen genden yoksun hücrelere göre belirgin bir **adaptif avantaja** sahip olacaklar ve sayılarını giderek artıracaklardır. Bu durumda (B) bileşiğine talep artacak ve onun tüketim hızı abiyotik sentezlenme hızından daha fazla olacaktır. (B) bileşiği hızla tükenmeye doğru giderken bazı hücreler ortamda bol miktarda bulunan ham materyal içerisindeki (**C**) bileşiğinden (B) bileşiğinin sentezlenmesi reaksiyonunu kataliz eden **β-enzimini** şifreleyen gene önceden sahip olmuş ise (mutasyonla); bu durumda söz konusu hücreler, reaksiyonu sayesinde hem (B) bileşiğini ve hem de (A) bileşiğini sentezleyebilecek kapasiteye sahip olacaklar ve böylece **yeni bir adaptif avantaj** daha ortaya çıkmış olacaktır.



Bu genel metabolik evrim süreci, tüm kompleks bileşikleri sentezleyebilen hücrelerin ortaya çıkışına kadar devam etmiş olmalıdır.

Ancak bu sentezleme mekanizmalarının gelişmesi ve çeşitlenmesi, moleküler hidrojenin veya organik bileşiklerin katabolik reaksiyonlarla parçalanması sonucunda açığa çıkan **serbest enerjiyi** kullanabilecek bazı mekanizmalara sahip hücreler olmadıkça, çok da mümkün görülmemektedir. Bakterilerden insana kadar tüm canlılar başlıca enerji molekülü olarak **ATP** (adenozin trifosfat)'yi kullanmaktadır ve ATP'nin kullanılması, en eski evrimsel gelişmelerden bir tanesidir. ATP'yi oluşturan üç molekülden ikisi, yani **adenin organik bazı** ve **pentoz** şekeri, prebiyotik koşullarda abiyotik olarak sentezlenebilmektedir. Bu nedenledir ki, adenin biyolojik bakımdan kritik bileşikler arasında yer almaktadır. Adenin ATP'nin yapısına katılmasının ötesinde elektron taşıyıcısı olarak görev yapan FAD, NAD ve NADP moleküllerinin yapısında da yer almaktadır. Büyük bir olasılıkla ATP, ekzergonik ve endergonik reaksiyonlar arasında bağlantı kurulmasını sağlamış ve ilk hücreler bu sayede kimyasal reaksiyonları başarabilmişlerdir.

ATP'yi kullanabilen en eski metabolizma formu, yaklaşık 3,5 milyar yıl önce ortaya çıkmış, halen günümüz canlı organizmalarında da kullanılan ve **anaerobik** solunum olarak bilinen **fermentasyon**dur.

8.2.3.2. Ototrofluğun Evrimi

İlkel heterotrof organizmalar yeni biyokimyasal yolları kazanarak evrimleştikçe, çevrelerindeki hazır organik bileşiklerin pek çoğunu da kullanabilir duruma gelmişlerdir. Bu organizmaların bazılarında parazitlik ve yırtıcılık gibi tamamen **heterotrofik beslenme** şekilleri gelişirken, bazılarında inorganik maddelerden organik bileşikleri sentezleyebilen **ototrofik beslenme** mekanizmaları gelişmiştir. Ototrofik beslenme mekanizmalarından bir tanesi hemen hemen tam bir **kemosentetik** yoldu; bu yolda, kovalent bağları kırılan moleküler hidrojenin daha elektronegatif atomlar ile yeni bağlar kurması sırasında serbest kalan enerjinin büyük bir kısmı kullanılır.

Kemotrofik organizmalar, günümüzde özellikle okyanus diplerinde volkanik etkinliklerin olduğu yerlerde ve bataklıklarda hala yaşamlarını sürdürmektedirler.

Daha sonraları, bir diğer ototrofik strateji olan ve ATP sentezi için enerji kaynağı olarak **ışığı** kullanan **devirli fotofosforilasyon** ortaya çıkmıştır. Devirli fotofosforilasyonun ortaya çıkması, yeryüzünde hayatın gelişiminde oldukça önemli basamaklardan birisidir. Günümüz anaerobik fotosentetik bakterileri, bu ilk fotoototrofların soyundan gelmiş olmalıdırlar.

Çok daha sonraları; daha karmaşık yollar içeren **devirli olmayan fotofosforilasyon** ilk kez *Siyanobakterilerde* ortaya çıkmıştır. **CO_2 fiksasyonu** yaklaşık 2-2,5 milyar yıl önce ilk kez bu organizmalarda başarılmıştır. Devirli olmayan fotofosforilasyon sırasında, güneşten sağlanan enerji, CO_2 ve H_2O'dan karbonhidratların sentezlenmesinde kullanılır. Bu zamandan başlayarak, yeryüzündeki hayat, esas olarak **fotosentetik ototrofların** aktivitelerine bağlı olarak devam etmiştir.

Fotosentez olayında su elektron vericisi olarak iş görür; suyun oksijeni önceleri su devrine girmiş ve okyanuslarda çözünmüş olarak bulunan başta demir olmak üzere birçok mineral ile reaksiyona girmiştir. Bu durum, demir **(Fe)** elementinin **Fe_3O_4** olarak çökelmesine ve daha sonra birleşik demir olarak bilinen **tuz sedimanlarının** biriktirilmesine yol açmıştır. Çözünmüş demirin sudan uzaklaştırılmasıyla, **serbest O_2** atmosferde birikmeye başlamıştır. Bu serbest oksijenin bir kısmı atmosferin troposfer tabakasında **ozon** (**O_3**) halinde birikmiş; oluşan ozon tabakası, tüm canlılar için zararlı olan ve okyanuslar tarafından absorbe edilen güneşin ültraviyole **(UV)** ışınlarının önemli bir kısmının yeryüzüne ulaşmasını engellemiştir. Dolayısıyla karalarda hayat, atmosferde ozon tabakasının oluşumundan sonra gelişebilmiştir.

Öte yandan, moleküler oksijenin (O_2) atmosferin başlıca bileşimlerinden biri haline geçmesiyle, gerek heterotrofik ve gerekse ototrofik organizmaların bazıları **aerobik** (oksijenli) **solunumun** biyokimyasal yollarını kullanabilme özelliğine sahip olmuşlardır. Böylece, besin maddelerinden fermentasyona göre daha fazla enerji elde etmeyi de başarmışlardır.

8.2.3 3. Ökaryotik Organizmaların Evrimi

Prekambrien devrine ait fosillerde sitolojik ayrıntıların gözlenememesi, ilk *ökaryotik hücrelerin* evrimi ile ilgili kanıtların elde edilmesini de engellemiştir. Ancak giderek artan anatomik ve moleküler kanıtlar, **ökaryotik organizmaların** bazı **subsellüler** (hücre öncesi) prokaryotik organizmalardan geliştiğini göstermiştir. Örneğin **mitokondriyumlar** ve **kloroplastlar** kendi replikasyonlarını yapma kapasitesine sahip organeller olup kendilerine özgü genetik materyal içeriler ve yine, kendilerine özgü ribozomlarda protein sentezini gerçekleştirirler. Mitokondriyumlar ve kloroplastlar gibi organeller, yaklaşık bir *prokaryotik hücre* büyüklüğünde, çekirdek zarları olmayan ve **nükleozom** üzerinde paketlenmiş kapalı ilmek şeklinde bir tek kromozom içeren (haploid) yapılardır. Söz konusu bu organeller, yukarıdaki özelliklerinden başka, ribozomlarının küçük olması ve protein sentezi sırasında bakterilerle aynı **başlangıç kodonunu** (AUG) kullanmaları nedenyle prokaryotik organizmalarla benzerlik gösterirler. Adı geçen organeller ve prokaryotik organizmalar protein sentezini, metabolizmalarını ve iç transportu; Endoplazmik retikulum, Golgi aygıtı, Lizozom ve mikrotüpler gibi ökaryotik organizmalara özgü yapıları olmaksızın gerçekleştirebilmektedirler.

Anlatılan tüm bunları dikkate alan bilim insanları; günümüz ökaryotları'nın bazı prokaryotlar ile **simbiyotik ilişkiler** geliştiren ve soyları daha önce tükenmiş hücre öncüllerinden geldikleri görüşünü ileri sürmektedirler. **Endosimbiotik teori** olarak bilinen ve bir hücreli organizmaların diğer organizmaların hücreleri içerisinde **endosimbiyont** olarak yaşadıklarını ifade eden bu görüşün örnekleri, günümüz organizmaları arasında görülmektedir. Örneğin, çeşitli *Mercan türleri* ile *Denizşakayıkları* alg hücrelerini içermektedir. *Termitler*'in sindirim sistemine yerleşmiş olan bazı heterotrofik *protistler*, termitlerin yedikleri selülozun sindirilmesini sağlamaktadır.

Her ne kadar, gerek anaerobik fotosentetik bakteriler ve gerekse *Siyanobakteriler,* muhtemelen ilk ökaryotik hücrelerden çok önce ortaya çıkmışlarsa da, aynı **klorofil a**'yı ve aynı **devirli olmayan fotofosforilasyon** yollarını kullanmaları nedeniyle, *Siyanobakteriler* çoğu kloroplastın atası gibi görülmektedir. Kloroplastların tek ya da çoklu (multipli) orijine sahip olup olmadıkları konusu halen tartışılmaya devam edilmektedir. Mitokondriyumlar'ın, iç membranlarının biyolojik yönden bakteriyel plazma membranlarına, özellikle, elektron taşıma kapasitesi açısından benzer olması, onların bakterilerden türedikleri anlamına gelmektedir.

Mitokondriyumlar ve kloroplastlar kendilerine özgü DNA moleküllerini içermekte, bölünebilmekte ve kısmen de olsa farklılaşma göstermekte iseler de; onlar otonom varlıklar değildir. Bu organellere ait proteinlerin büyük bir kısmının, içerisinde yer aldıkları asıl hücrenin çekirdeksel genleri tarafından şifrelenmesi, bu simbiyontların yüz milyonlarca yıl önce, büyük ölçüde kendi genetik kontrollerinden vazgeçip konukçu hücrenin kontrolüne girdikleri güçlü bir olasılıktır.

9. BÖLÜM

JEOLOJİK DEVİRLER BOYUNCA CANLILARIN ÇEŞİTLENMESİ VE YAYILMASI

Sekizinci bölümde, yeryüzünde hayatın kökeni (ilk kez ortaya çıkışı) tartışılmıştır. Bu bölümde ise, hayatın yeryüzünde ilk kez ortaya çıkışından günümüze doğru farklılaşması ve büyük organizma gruplarının kitlesel yok oluşu gibi, hayat öyküsünün bazı önemli konuları ele alınacaktır. Yeryüzünde canlıların çeşitlenmesi ve bu çeşitlenmeyi etkileyen faktörler, (**Makroevrim**) özellikle yerkürenin yapısında ve ikliminde meydana gelmiş değişikliklere paralel olarak incelenecektir. Dolayısıyla, bu bölümde büyük ölçüde **jeolojik** ve **paleontolojik bulgulardan** yararlanılacaktır.

9.1. PREKAMBRİYEN HAYATI

Günümüzden 2,5 milyar yıl öncesine kadarki süreyi kapsayan Arkean ile 2,5 milyar yıldan 542 milyon yıl öncesine kadarki süreyi kapsayan Proterozoik'in ikisi birlikte **Prekambriyen Zamanı** olarak isimlendirilir.

9.1.1. Arkean Hayatı

Arkean hayatında, öncelikle Prokaryot ve Ökaryotların ortaya çıkışı ele alınacaktır.

9.1.1.1. Prokaryotlar

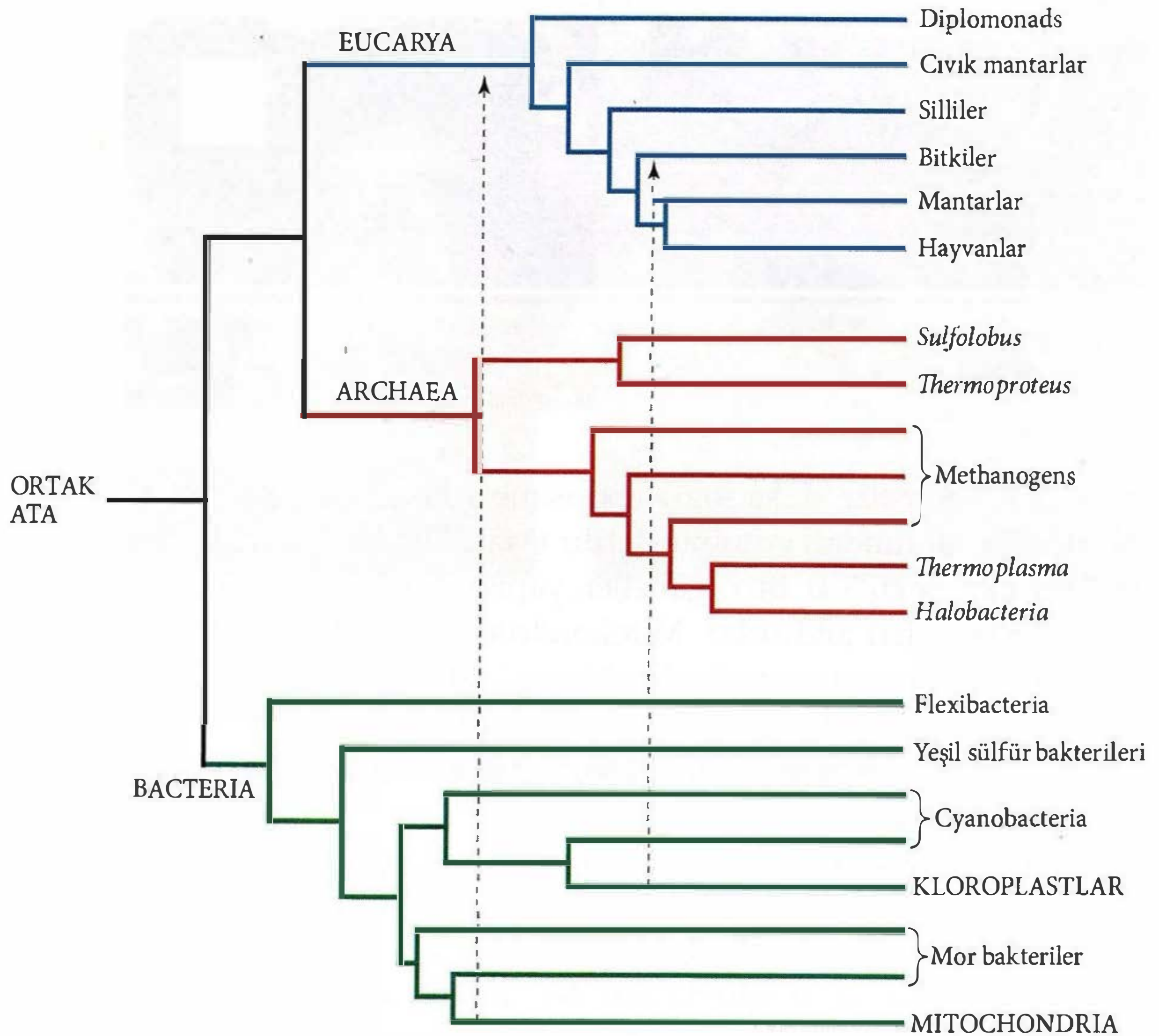
En eskilerinin 3 milyar 800 milyon yaşında oldukları hesaplanan kayaçların, hayatın varlığını işaret eden karbon birikintilerini içerdiği saptanmıştır. Hayatın ilk kesin kanıtı, günümüzden 3,5 milyar yıl öncesine tarihlenmiş bakteri benzeri mikrofosillerin oluşturduğu tabakalı yapıya sahip tepecik şeklindeki **stromatolitlerdir**. Stromatolit benzeri yapılar, günümüzde bile, Avusturalya'nın Köpekbalığı Körfezi gibi, suyu hafif sıcak deniz kıyıları boyunca **siyanobakteriler** (mavi-yeşil bakteriler) tarafından meydana getirilmektedir. 8. Bölümde belirtildiği gibi, ilkel atmosferde çok az miktarda oksijen (O_2) bulunması nedeniyle, en ilksel organizmaların **anaerobik** olmalıydılar. Siyanobakterilerde ve diğer bakterilerde **fotosentezin** evrimleşmesiyle atmosfere oksijen salınmaya başlanmış; atmosferde oksijen birikmesine paralel olarak, aerobik organizmalar da ortaya çıkmaya başlamışlardır.

Canlılar günümüzde üç büyük grup altında toplanmaktadır; bunların biri **Ökarya** (bütün *ökaryotik* organizmalar), diğerleri ise iki ayrı **prokaryotik grup** (*Archae* ve *Bakteriler*)'tur. Yaklaşık 2 milyar yıl öncesine kadar yeryüzünde canlı olarak yalnızca iki prokaryotik grup bulunmaktaydı. Günümüzde, Archae grubu organizmalarının büyük bir çoğunluğu anaerobik olup sıcak kaynak suları gibi ekstrem koşullarda yaşamaktadır. Bakteriler metabolik kapasiteleri bakımından oldukça farklılık göstermekte olup pek çoğu **fotosentetiktir**. Prokaryotların genleri ile ökaryotların çekirdeksel genlerinin moleküler filogenetik yönünden incelenmesi, Archae ve Ökarya gruplarının, bakterilerden ziyade birbirlerine çok daha yakın akraba olduklarını göstermiştir (Şekil 9–1). Bununla beraber, DNA sekans analizleri gerek gruplar arası ve gerekse grup içi akrabalıklar konusunda sonuçlar ortaya koymuştur; bu durum hayat öyküsünün erken dönemlerinde önemli derecede **lateral gen transferlerinin** (LGT) olduğunu düşündürmektedir.

9.1.1.2. Ökaryotlar

Hayat öyküsünün en önemli olaylarından birisi, bağımsız kromozomlarını ve iğ ipliklerini kuşatan bir nükleus zarına ve hücre iskeletine sahip **ökaryotik** organizmaların ortaya çıkışıdır. Ökaryotların büyük bir bölümü, yüksek düzeyde rekombinasyonun ve eşeysel üremenin temelini oluşturan mayoz bölünme geçirir. Hemen hemen bütün ökaryotik organizmalar **mitokondriyumlara** ve birçoğu da **kloroplastlara** sahiptir. Barsak parazitlerinden *Giardia* gibi bazı ökaryotik protistlerin mitokondriyumları bulunmamakla beraber, bunların çekirdeksel kromozomları diğer ökaryotların

mitokondriyum genlerine homolog olan genlere sahiptir. Bu da, onların atalarının mitokondriyumlar olduğunun bir kanıtıdır. "Mitokondriyumlar ve kloroplastlar bakterilerin soyundan gelmiş olup" önce hücreye hapsedilmiş ve daha sonra proto-ökaryotlarda (ilkel ökaryotlarda) **endosimbiyont** haline geçmişlerdir (Şekil 9-1). Gerek mitokondriyumlar ve gerekse kloroplastlar, ültrastüktürleri ve DNA sekansları bakımında bakterilere oldukça benzerlik göstermektedir. Mitokondriyumlar, *E. coli*'yi de kapsayan **mor bakteriler** grubundan meydana gelmiştir. Kloroplastların ise siyanobakterilerden birkaç aşamada türevlendiği gösterilmiştir.



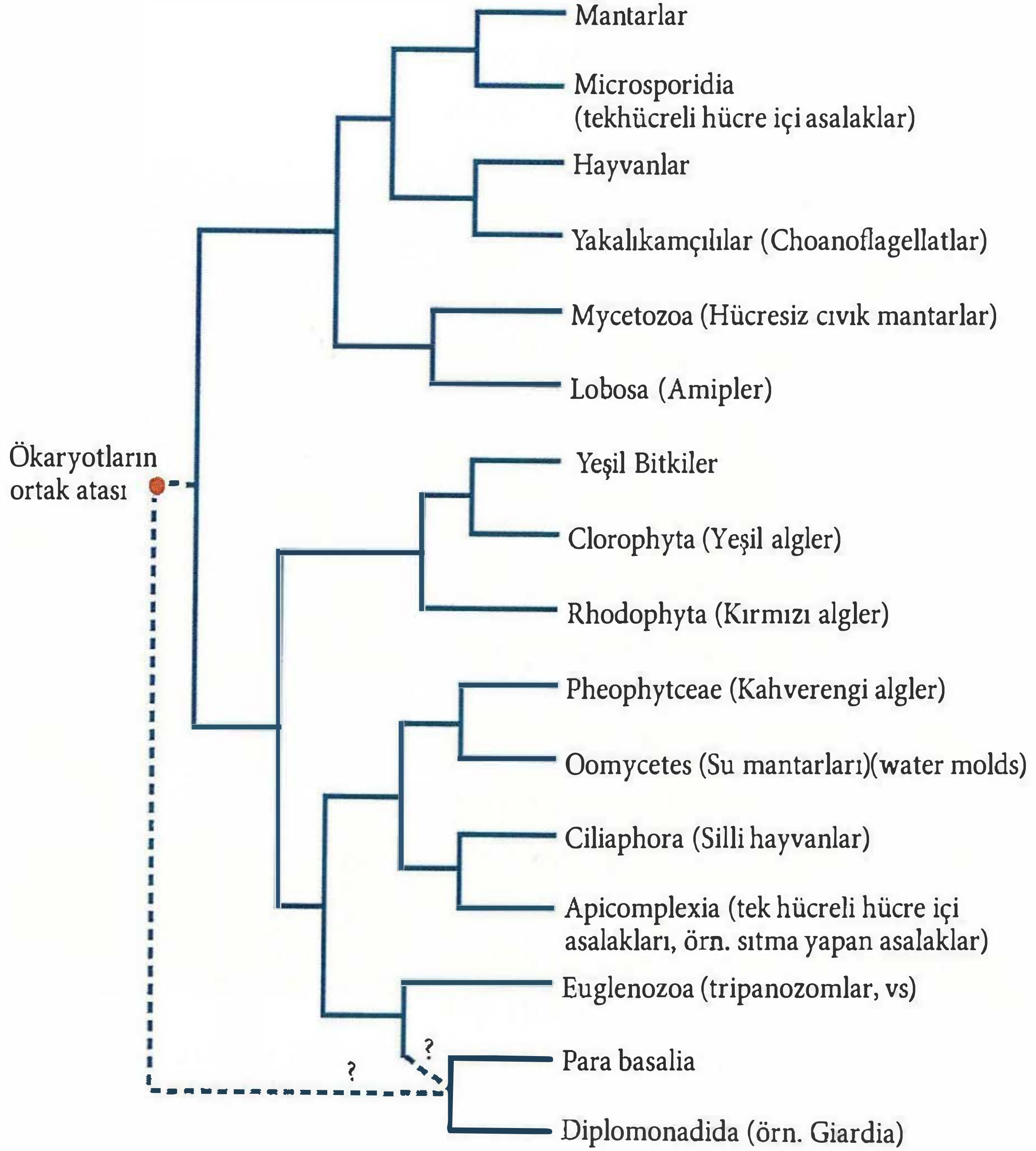
Şekil 9-1:Organizmaların üç temel kolu (Futuyma'ya göre Knoll, 2003'ten).

Kimyasal kanıtlar ökaryotların yaklaşık olarak 2 milyar 700 milyon yıl önce evrimleşmiş olduklarını göstermekteyse de, ilk ökaryot fosilleri yaklaşık 1,5 milyar yıllıktır. Ökaryotların atmosferde azotun artışıyla tetiklenerek hızlı bir çeşitlenme göstermiş oldukları büyük bir olasılıktır. Ökaryotlar daha eski kitaplardaki sınıflandırmaya göre beş alemi kapsar; bunlar **algler, protozoonlar, funguslar, bitkiler ve hayvanlar**dır (Şekil 9 -2)

Ökaryotların ortaya çıkışından yaklaşık bir milyar yıl sonra, onların hemen hemen tamamının **bir hücreli** (unicellular) olduğu ve yine onların birçok hattının günümüze kadar bir hücreli olarak geldiği görülmektedir. Hayat öyküsündeki en büyük olaylardan birisi de, **çok hücreli** (multicellular) organizmaların çeşitli soylar halinde bağımsız olarak evrimleşmesidir. Gen regülâsyonunun evrimine bağlı olarak doku ve organların evrimi de gerçekleşmiştir. 7. Bölümde belirtildiği gibi, gen regülâsyonu, farklı hücrelerde farklı genlerin ifade edilmesinin genetik temelidir.

9.1.2. Proterozoik Hayat

Çok hücreli hayvanların en eski fosilleri yaklaşık 640 milyon yıl öncesine aittir. İlk hayvan fosilleri, geç Proterozoik (yaklaşık 600 milyon yıl önce) ve erken Kambriyen'in **Edicaran Faunası** olarak bilinen canlılara aittir. Bu hayvanların büyük çoğunluğu yumuşak vücutlu, iskeleti olmayan ve yassı görünümlü olup deniz tabanında sürünerek yaşar. Bu hayvanların bazıları ***Cnidaria*** ve ***Bilateria*** **şubelerinin** ana grubu olarak kabul edilmektedir.



Şekil 9-2: DNA sekans analizlerine göre, bazı ökaryot soylarının filogenetik ilişkileri (Futuyma'ya göre McGrath ve Katz, 2004'ten).

9. 2. PALEOZOİK (I. ZAMAN) HAYATI

Paleozoik **Kambriyen, Ordovizyen, Silüryen, Devoniyen, Karbonifer** ve **Permiyen** olmak üzere 6 devire ayrılmaktadır. Dolayısıyla, Paleozoik hayatı bu devirlerin her biri için ayrı ayrı ele alınacaktır.

9. 2. 1. Kambriyen Devrinde Hayat

Paleozoik, günümüzden yaklaşık 542 myö Kambriyen devri ile başlar. Bu devrin ilk 10 milyon yılı boyunca hayvanların çeşitlenmesi çok yavaş olmuştur. İlk 10 ile 25 milyon yılları arasında, günümüze ulaşamadan nesli tükenmiş pek çok grup başta olmak üzere, hemen hemen bütün modern filumların (şubelerin) ve iskeleti gelişmiş deniz hayvanları sınıflarının meydana gelmiş oldukları fosil kayıtlardan anlaşılmaktadır. Bu devire ***Brachiopoda*** (Şekil 9 -3), ***Trilobita,*** bazı ***Arthropoda*** (eklem bacaklılar) ile çeşitli ***Mollusca*** (yumuşakçalar) ve ***Echinodermata*** (derisi dikenliler) şubeleri damgasını vurmuştur. Kanada'nın Brithis Columbia yöresinde bulunan tortulu şistler, çok iyi korunmuş Kambriyen faunası örneklerini içermektedir ve bu faunanın hayvanları kendilerinden önceki hayvanlara göre daha farklı formları kapsamaktadır. Kambriyen çeşitlenmesi en eski ***Agnatha***'yı (çenesiz omurgalılar) da içermekteydi. Kambriyenin erken dönemlerine ait ve özellikle yakın zamanlarda keşfedilmiş olan ***Haikouichthys*** gözlere, solungaç keselerine, notokorda (sırt ipi), segmentli kaslara ve ***Lampreylerin*** (yuvarlak ağızlıların) larvalarının sahip olduğu özelliklerden başka bazı özelliklere daha sahiptiler. Hayvanlarda, bilinen ve temel olarak farklılık gösteren pek çok **vücut planı** Kambriyen devrinde ortaya çıkmıştır ve bu olay hayat öyküsünde meydana gelen en dramatik adaptif yayılmadır. Canlılarda görülen bu olağanüstü çeşitlenme **Kambriyen patlaması** olarak bilinmektedir. "Böylesine kısa bir sürede bu denli büyük değişiklikler nasıl meydana gelmiştir" sorusuna cevap vermek amacıyla canlı organizma şubeleri **(Phylum)** arasındaki DNA sekans farklılaşmasına **moleküler saat** uygulayan araştırmacılar, filumların, aslında fosil kayıtlarında görülmelerinden çok önce, beklide 1 milyar yıl önce meydana gelmiş olduklarını göstermişlerdir. Kambriyen patlaması, ayrıca, kabuk ve iskeletlerin evrimini de kapsamaktadır.

Kambriyen patlaması, genetiksel ve ekolojik faktörlerin kombinasyonu ile açıklanabilir. Vücudun çeşitli parçalarının farklılaşmasını idare eden ***Hox* genleri** gibi regülatör genler, bu dönemde büyük evrimsel değişimler geçirmiş olabilirler. Ayrıca,

oksijen düzeyindeki düşüşe bağlı olarak meydana gelmiş eski **Ediakaran hayvanları**, dinozorların soyunun tükenmesinden sonra rekabetsiz bir ortamda memelilere farklılaşmışlardır.

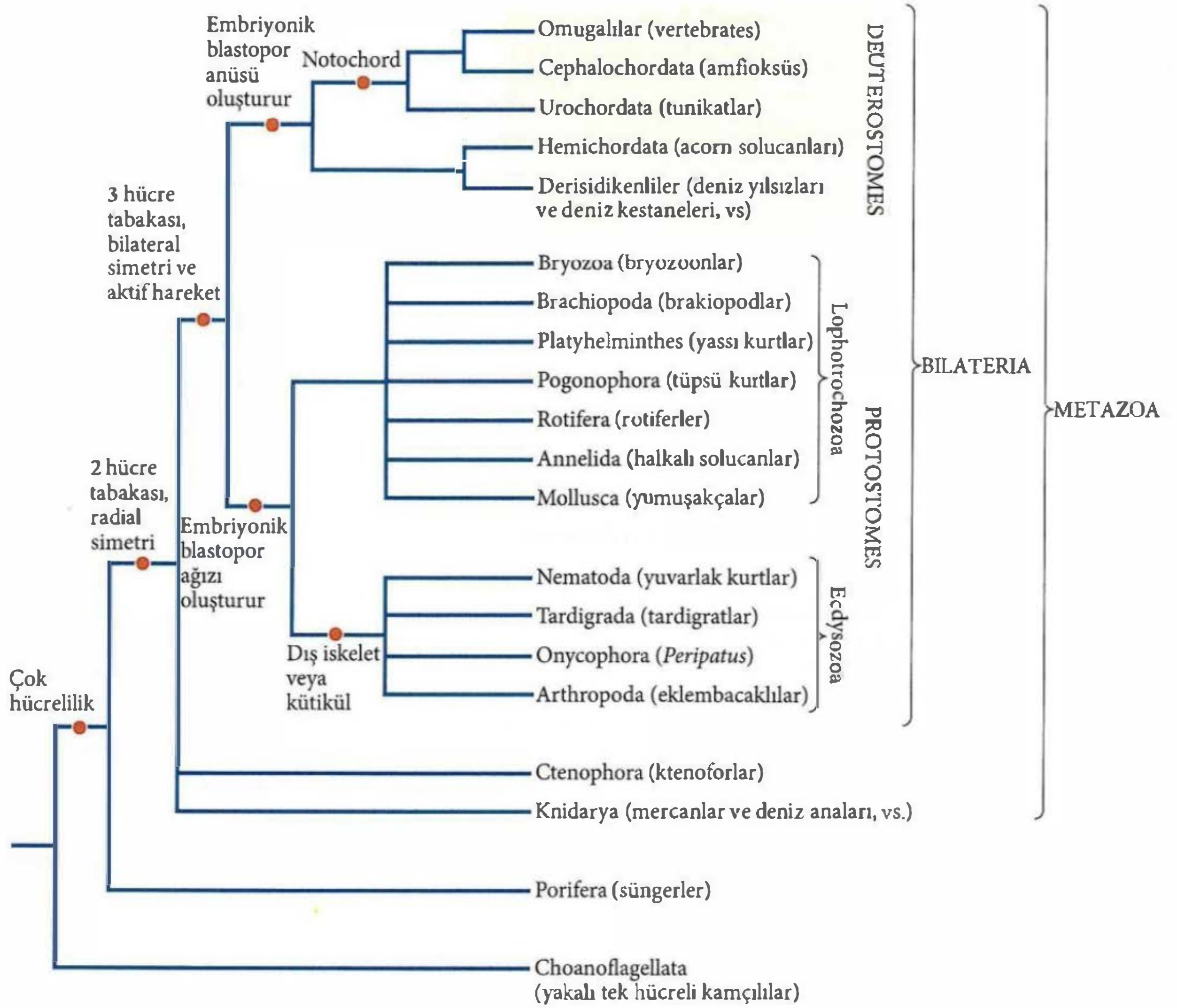


Şekil 9 – 3: Brachiopod fosilleri (Fotoğraf: Z. Balıçeci)

Moleküler filogenetik araştırmalar, hayvanların bir hücreli ***Choanoflagellatlara*** (Yakalı kamçılılara) çok daha yakın akraba olduğunu göstermiştir. Çok sayıda Choanoflagellat benzeri hücreye sahip olan *Porifera* (Süngerler) şubesi, **metazoa** (çok hücreliler) diye bilinen diğer hayvan gruplarının kardeş grubudur (Şekil 9-4). Denizanaları ve Mercanlar gibi radial (ışınsal) simetrili ***Cnidaria*** (knitliler) ve Ctenophora şubesi hayvanları, **bilateral simetrili** hayvanlara akraba olan temel daldır. Bir düzleme göre iki eşit yarımdan ibaret, genellikle ağız parçalarını taşıyan bir baş bölgesi, duyu organları ve bir beyni bulunan bilateral simetrili hayvanlar, üç büyük şubeye ayrılmaktadır. Bu şubelerden ikisi **Protostomia** grubunu oluşturan ve gastrulasyon sırasında oluşan blastoporun

erginde ağız haline geçtiği hayvanları kapsar; üçüncü şube ise, gastrulasyon sırasında oluşan blastoporun erginde anüse dönüştüğü hayvanları kapsayan **Deutrostomia** grubudur.

Protostomia grubu, biraz önce de ifade edildiği gibi, iki büyük şubeyi kapsar; bunların birincisi **Ecdysozoa** olup *Arthropoda*'yı (eklem bacaklılar), *Nematoda*'yı (yuvarlak solucanlar) ve daha küçük bazı hayvanları kapsar. İkincisi, **Lophotrochozoa** olup *Mollusca* (yumuşakçalar), *Annelida* (halkalı solucanlar), *Brachiopoda* ve diğer çeşitli şubeleri kapsamaktadır. Deutrostomia grubu da iki büyük şubeye ayrılmaktadır; bunların birincisi ***Echinodermata*** (derisi dikenliler) olup denizyıldızları ve akrabalarını kapsar. İkincisi, ***Chordata*** (kordalılar) olup tunikatları (tulumluları), amphioxusu ve vertebratları (omurgalıları) içerir.



Şekil 9–4: Başlıca Protostomia ve Deutrotomia Grupları

Kambriyen, 500 myö kitlesel bir yok oluşla sona ermiştir. Bu devirde 90'dan fazla familyası bulunan ***Trilobitler*** çok büyük ölçüde azalmış, çeşitli echinoderm sınıflarının soyu ise tamamen tükenmiştir.

9. 2. 2. Ordoviziyen, Silüryen ve Devoniyen Devirlerinde Hayat

Bu ve bundan sonraki devirlerle ilgili hayat, deniz ve kara hayatı olmak üzere, iki alt başlık halinde incelenecektir.

9. 2. 2. 1. Denizlerde Hayat

Günümüzden 488–444 myö'sini kapsayan Ordoviziyen devrinde hayvan filumlarındaki çeşitlenme devam etmiş, *Echinodermata*'nın 21 sınıfının yanında çok sayıda başka sınıf (Classis) ve takım (Ordo)'lar ortaya çıkmıştır. Ordovziyen faunasının Kambriyen faunasından ayırt edilmesini sağlayan önemli özellikleri bulunmaktadır. Bazı ***Bivalvia*** (deniztarakları ve akrabaları) **infaunal** (deniz tabanına gömülü olarak yaşayan) iseler de, bu devrin hayvanlarının pek çoğu **epifaunal** (su içerisinde serbest yaşayan) organizmalardı. Başlıca büyük predatörler denizyıldızları ve kabuklu ***Cephalopodlar*** (kafadan bacaklılar), yani mürekkep balıklarına akraba olan yumuşakçalardı. Bu devrin resifleri süngerlerin, bryozonların ve siyanobakterilerin de katkılarıyla iki mercan grubu tarafından oluşturulmuştur.

Ordoviziyen kitlesel bir yok oluş ile sonlanmıştır. Bu yok oluşun en önemli nedeni sıcaklığın azalması, suyun kutup bölgelerinde buzul haline geçmesi ve buna bağlı olarak deniz seviyesinde ani düşüşlerin olmasıdır.

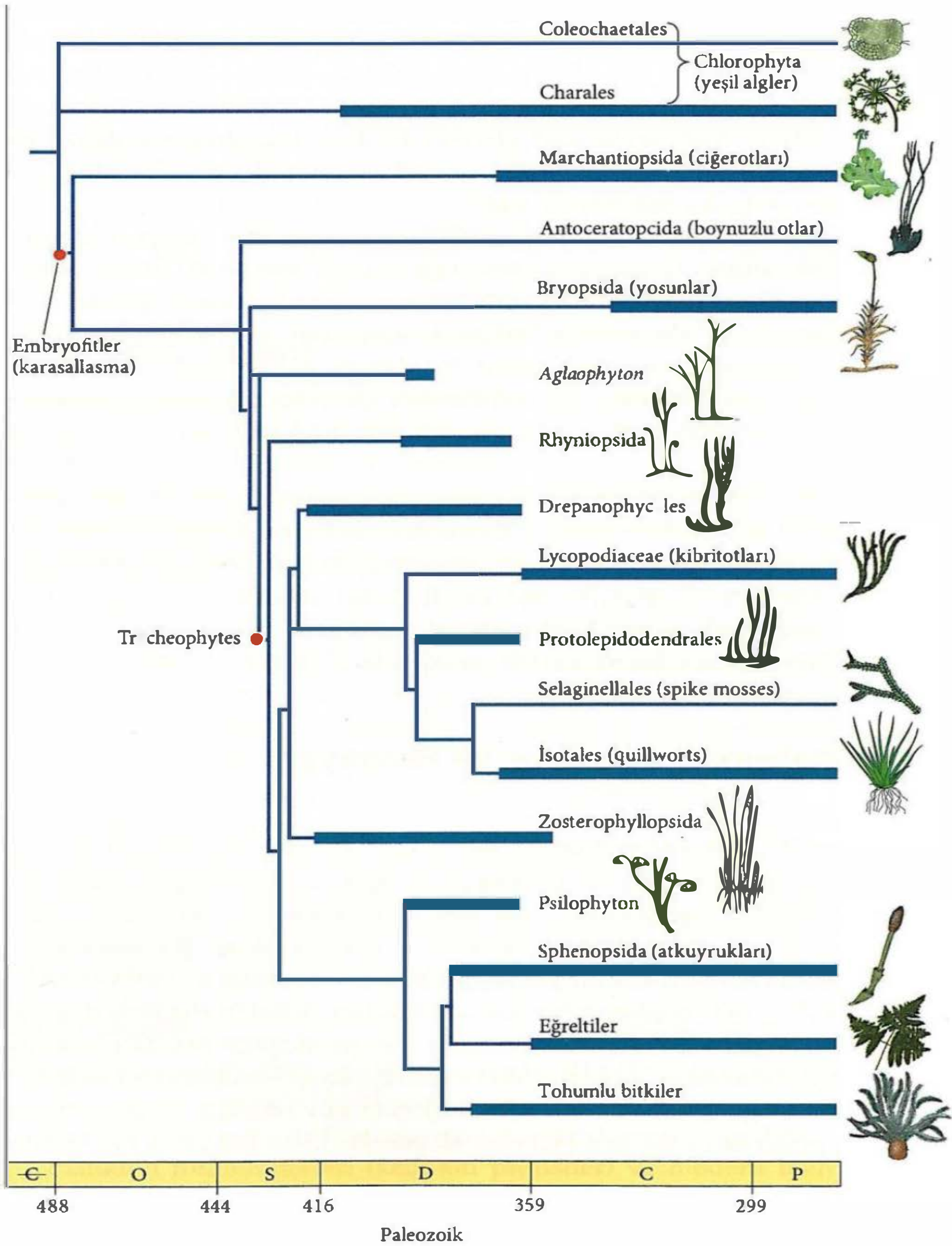
Ordovizyen devrinde ortaya çıkan bir grup, devrin sonunu getiren kitlesel yok oluş sırasında hayatta kalmayı başarmış ve daha sonra yeni çevrede çeşitlenmiştir. Heterostarchia gibi zırhlı balık benzeri vertebratlar olan ***Agnatha*** (çenesizler) grubu canlılar, çenelerini ve çift yüzgeçlerini kaybetmişlerdir. Günümüzden 439–408 myö'sini kapsayan Silüriyen devrinde çenesiz agnatlar, çeneli ve çift yüzgeçli deniz omurgalıları olan ilk ***Gnathosomlar*** (ilk çeneliler) ile birleşmişmiştir. Silüriyende başarılarını devam ettiren bu gruplar, Devoniyendeki (408–354 myö) dramatik bir peryoda kadar yayılmalarını sürdürmüşlerdir. Yine bu devirde Nautiloiddea'dan **Ammonoidea** grubu hayvanları meydana gelmiştir. Ammonoidler kabuk taşıyan *Cephalopodlar* olup onların soyu tamamen tükenmiştir.

Kemikli balıkların (*Osteichthyes*) iki alt sınıfı ilk kez Devoniyende ortaya çıkmıştır. Bu alt sınıflardan biri çeşitli akciğerli balıkları kapsayan yuvarlak yüzgeçli balıklar (*Sarcoptrygii*), diğeri de sonradan modern balıklara dönüşen ışınsal yüzgeçli balıklar (*Actinopterygii*)'dır.

9. 2. 2. 2. Karalarda Hayat

Yosunlar, ciğer otları ve vasküler (damarlı) bitkiler dahil karasal bitkilerin hepsi **monofiletik** grup olup yeşil alglerden meydana gelmişlerdir (Şekil 9 – 5).

Karasal yaşam bir dış yüzeyin, su geçirmeyen sporların, yapısal desteğin, suyu bitkinin gövdesinde taşıyacak vasküler dokunun ve üreme hücrelerinin sıcaktan etkilenme riskini ortadan kaldıran iç eşeysel organların evrimiyle mümkün olmuştur. Bilinen ilk karasal organizmalar Orta-Ordoviziyen **sporları** ve günümüz ciğer otlarının akrabası olan küçük bitkilerin **sporangiyumları** (spor keseleri)'dır. Orta-Silüryene kadar boyları 10 cm.yi geçmeyen, kısa boylu, yapraksız, dikotom dallanma gösteren yaprak saplarının uçlarında sporangiyumları taşıyan ve gerçek köklerden yoksun bitkiler bulunmaktaydı. Devoniyenin sonuna kadar, karadaki bitkiler çeşitlenmiş ve bazıları büyük ağaçlar halinde olan eğrelti otları, çomak benzeri yosunlar ile atkuyrukları meydana gelmiştir. İlk vasküler bitkilerde, yumurta ve sperm hücrelerini meydana getiren ve hayat döngüsünün haploid fazı olan **gametofit,** mayoz bölünme yoluyla haploid sporları veren diploid **sporofit** kadar kompleks bir yapıya sahipti. Daha sonraki bitkilerde gametofit indirgenerek gözle görülemeyecek kadar küçülmüştür; dolayısıyla bu gibi bitkiler, spermanın yüzerek yumurta hücresine ulaşabilmesi açısından suya bağımlıydılar. Devoniyenin sonunda ise **ilk tohumlu bitkiler** ortaya çıkmıştır.



Şekil 9 –5: Karasal bitkilerin ve onların yeşil algler arasındaki en yakın akrabalarının başlıca gruplarının filogenetik ilişkileri (Futuyma'ya göre Kenrich ve Crane 1997'den).

En eski karasal ***Arthropodlar*** (eklem bacaklılar)'ın, Devoniyen başlarında ortaya çıktığı bilinmektedir. Başlıca iki grubu bulunan bu hayvanların hepsi, daha önceden denizlerde yaşayan soylardan gelmişlerdir. Devoniyen ***Chelicerata*** (keliserliler) alt şubesi örümcekleri, keneleri, akrepleri ve diğer çeşitli grupları kapsamaktadır. En eski ***Mandibulata*** (mandibullular) alt şubesi erken Devoniyenden gelen kırkayakları, avcı çıyanları ve ilkel böcekleri kapsar. **İlk karasal omurgalılar** olan ve aynı zamanda dört bacağı bulunan kurbağa benzeri **amfibiler** (iki yaşamlılar), Devoniyenin sonuna doğru yuvarlak yüzgeçli balıklardan evrimleşmiştir.

9. 2. 3. Karbonifer ve Permiyen Devirlerinde Hayat

Günümüzden 354–290 myö'sini kapsayan Karbonifer devrinde, Güney yarıküredeki kara parçalarının bir araya gelmesiyle **Gondwana** kıtası, Kuzey yarıküredeki daha küçük çeşitli kara parçaların bir araya gelmesiyle de ikinci büyük kıta oluşmuştur.

9. 2. 3. 1. Karada Hayat

Yaygın tropikal iklimler **Atkuyruklarının**, çeşitli **Yosunların** ve **Eğrelti otlarının** dominant olarak yer aldığı geniş bataklık ormanlarının gelişmesine sebep olmuştur. Bu ormanları meydana getiren bitkilerin bataklıklara gömülmesiyle, günümüz kömür yatakları meydana gelmiştir. Paleozoik'in sonuna doğru **Tohumlu bitkiler** çeşitlenmeye başlamıştır. Bu bitkilerin bazıları, tohumlarının rüzgârla taşınabilecek yapıda olması nedeniyle, fertilizasyon için suya bağımlı olmaktan kurtulmuşlardı. Kurumaya karşı korunmuş tohumların (embriyoların) evrimi, onların besin depo etmelerine ve bu sayede genç bitkilerin hızlı bir şekilde büyümelerine olanak sağladığı gibi, olumsuz koşulların üstesinden gelme yeteneği de sağlamıştır. Ancak, burada söz konusu edilen tohumlu bitkilerin çiçekleri henüz gelişmemişti.

Karbonifer devrinde ilk **Kanatlı böcekler** evrimleşmiş ve bunlardan ilk ***Odonata*** (Helikopter böcekleri), ***Arthropoda***(Eklem bacaklılar) ve ***Hemiptera*** (Yarım kanatlılar) dahil birçok böcek ordosu (takımı) meydana gelmiştir. Permiyen devrinde **tam başkalaşım** geçiren ***Coleoptera*** (Kın kanatlılar), ilk ***Diptera*** (İki kanatlılar), ***Tricoptera*** ve ***Lepidotera*** (Pul kanatlılar) ile bunların akrabalarını kapsayan diğer böcek grupları ortaya çıkmıştır. Permiyenin sonunda, bazı böcek türlerinin nesilleri ortadan kalkmıştır.

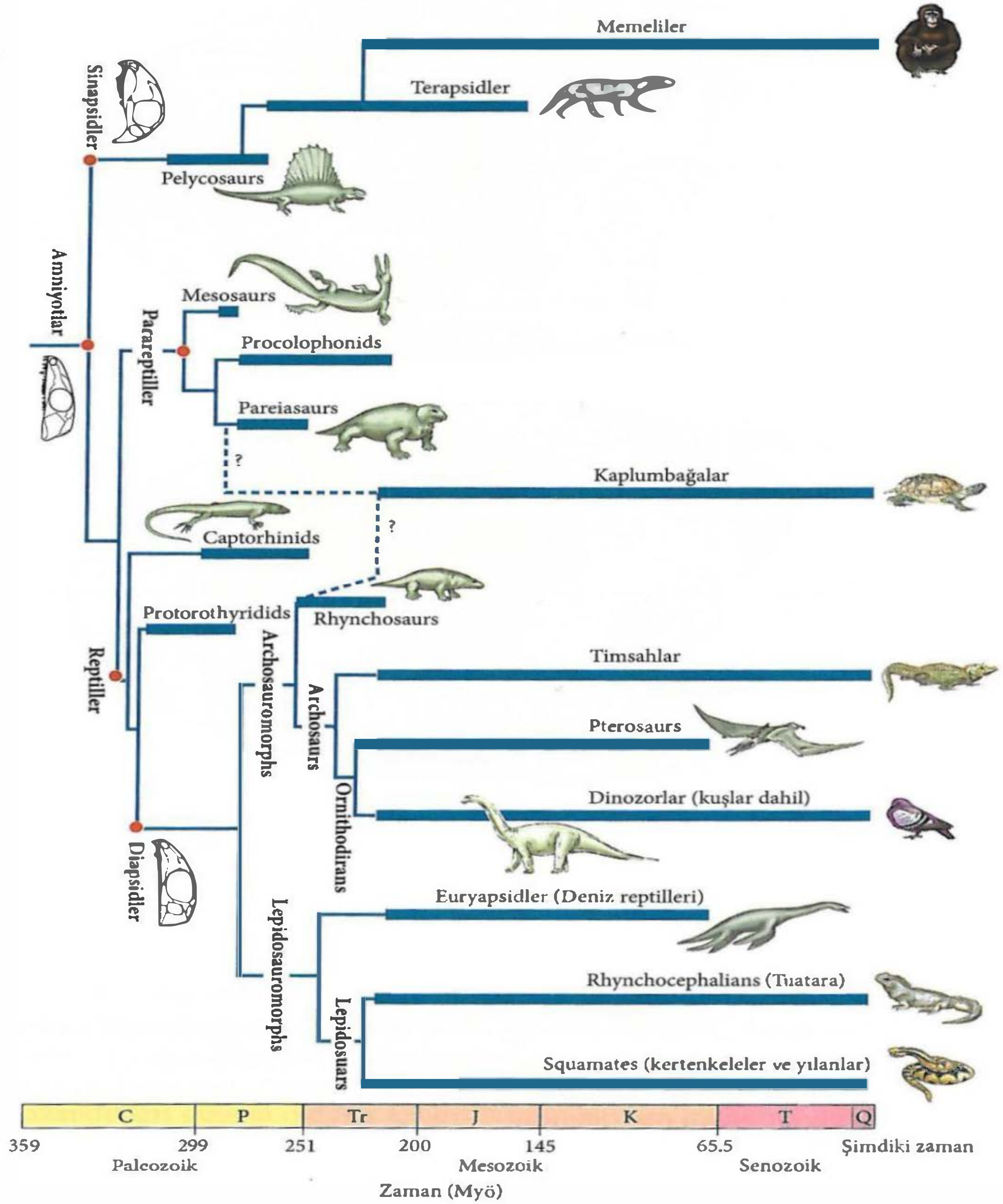
Karboniferde çeşitlenme gösteren amfibilerin pek çok temsilcisi, Permiyenin sonunda ortadan kalkmışlardır. Çeşitli geç Karbonifer ve erken Permiyen soyları (Anthracosaurlar), amfibiler ya da reptiller olarak sınıflandırılmıştır. Bunları, bilinen ilk **amniotların** meydana gelmesi izlemiştir (Şekil 9-6). Bu ilk amniotlardan kısa bir süre sonra **Synapsidler** meydana gelmiştir. Synapsidler memelilerin ataları olup giderek memeli benzeri özellikler kazanmışlardır. İlk amniotlardan, ayrıca **Diapsidler** gelmiştir. Diapsidler, başlıca reptil (sürüngen) soyları olup bunlardan Permiyen ve Kretase devirlerinin dominant kara hayvanları meydana gelmiştir.

9. 2. 3. 2. Sularda Hayat

Permiyen devri boyunca kıtalar birbirlerine yaklaşmış ve bu devrin sonunda onlar tek bir dünya kıtası olan **Pangea'yı** meydana getirmişlerdir. Karaların ve denizlerin yeniden konumlanmaları nedeniyle iklim soğumuş, deniz seviyesi tarihindeki en düşük seviyesine inmiştir. Erwin'e göre (1993) tüm bu değişiklikler, yaşam tarihinin en önemli olaylarından biri olan **Permiyen kitlesel yok oluşunda** son derecede etkili olmuştur. Yapılan tahmin ve hesaplamalar, bu kitlesel yok oluş sırasında familyaların %52'sinin ve bütün türlerin %96'sının soylarının 5 ile 8 milyon yıl içerisinde ortadan kalktığını göstermiştir. Soyu tükenen bu canlıların pek çoğu bir iskelete sahip deniz omurgasızlarıydı. Çeşitli ammonit grupları, iri yapılı ekinodermler ve bryozonlar (*Bryozoa*) hızlı bir şekilde azalmış; trilobitler ile başlıca mercan gruplarının ise soyu tamamen tükenmiştir. Bazı böcek takımları ve birçok amfibi familyası hariç, daha önce de belirtildiği üzere, karalarda bazı reptil benzeri memelilerin de soyu ortadan kalkmıştır.

9. 3. MESOZOİK (II. ZAMAN) HAYATI

Trias (251-200 myö), **Jura** (200-145 myö) **ve Kretase** (**145-65** myö) olmak üzere üç devire ayrılan Mesozoik (II. Zaman), genellikle **reptil** (sürüngen) çağı olarak bilinir. **Pangea** kıtası, Jura devrinde Asya ve Afrika arasında **Tethis denizi** yolunun açılmasıyla parçalanmaya başlamış ve zaman ilerledikçe "kuzey kara kütlesi" (**Laurasya**), "güney kara kütlesinden" (**Gondwana**) tamamen ayrılmıştır. Jura devri boyunca Lavrasya daha küçük kara parçalara bölünmüş fakat Kuzey Amerika'nın doğusu, Greenland (Grönland) ve Batı Avrupa Kretase devrine kadar birbirlerinden tamamen ayrılmamışlardır.



Şekil 9- 6: Amniot omurgalıların filogenetik ilişkileri.

Gondwana, bu günkü Afrika, Güney Amerika, Avustralya, Hindistan, Antarktika ve Yeni Zelanda'dan meydana gelmekteydi. Bu kara kütleleri Jura devrinin sonundan başlayıp Kretase boyunca birbirlerinden yavaş yavaş ayrılmalarını sürdürmüşler; bu ayrılmanın sonunda Afrika ile Güney Amerika arasında dar bir **Güney Atlantik Suyolu** açılmıştır. Mesozoik'in başından sonuna kadar denizlerin su seviyesi yükselmiş ve birçok kara parçası sığ denizlerle örtülmüştür. Her ne kadar kutup bölgeleri soğuk idiyse de, yeryüzünün büyük bir kısmında, özellikle Kretase'ye doğru küresel sıcaklığın yükselmesiyle, ılık iklimler hakim duruma geçmiş; fakat bundan sonra iklim tekrar soğumaya başlamıştır.

9. 3. 1. Denizlerde Hayat

Permiyen kitlesel yok oluşundan sonra, temsilcileri azalan birçok deniz organizması grubu, Trias boyunca tekrar çeşitlenmeye başlamış; örneğin, ammonoidler Trias'ın ortalarına kadar iki genus (cins)'tan yüzlerce genusa ulaşmışlardır. Plaktonik ***Foraminiferler*** (kabuklu delikliler) ile günümüz mercanları (*Corolla*) evrimleşmiş ve kemikli balıklar geniş bir yayılma göstermişlerdir. Trias'ın sonunda bir diğer kitlesel yok oluş gerçekleşmiş; buna bağlı olarak ammonitler ve bivalvia gibi gruplar tekrar azalmışlardır. Ancak bu gruplar, Jura devrinde"Mesozoik deniz devrimi" olarak bilinen bir başka adaptif yayılmaya maruz kalmışlardır. Bu olaya devrim denmesinin nedeni, yengeçlerin ve yumuşakçaların kabuklarını kırabilecek güç de çeneleri olan kemikli balıklar ile helezon şekilli ve ince kabuklu korunma mekanizmalarına sahip yumuşakçaların evriminin bu devirde gerçekleşmiş olmasıdır.

Jura ve Kretase devirlerinde, modern ***Gastropod*** (salyangozlar ve akrabalarını içeren karındanbacaklılar) grupları, bivalvliler ve bryozonlar dominant duruma geçmiş, dev bivalvliler resifleri oluşturmuş ve çeşitli deniz reptilleri ortaya çıkmıştır.

Kretase, iyi bilinen bir kitlesel yok oluş ile son bulmuştur. Bu yok oluş sırasında ammonoidler, dev bivalvlilerden rudistler, deniz reptilleri ve birçok omurgasız ile plaktonik protist familyasının soyları tamamen ortadan kalkmıştır.

9. 3. 2. Karalarda Hayat

Mesozoik zamanın büyük bir kısmında floranın hâkim /dominant bitkileri ***Gymnospermler*** (Açık tohumlular) olmuştur. Bunların başlıca grupları da *Cycadeae* (sikadlar), *Coniferae* (kozalaklılar) ve onların akrabalarıydı. ***Angiospermler*** (Kapalı tohumlular) ilk kez Kretasenin başlarında ortaya çıkmıştır. Angiospermlerin çiçek benzeri yapıları dahil pek çok anatomik özelliği, gimnospermlerin çeşitli jurasik gruplarında tek tek evrimleşmiş olup onların bazılarının hemen hemen tamamı böcekler tarafından tozlanmıştır. Kretase devrinde, günümüzden 130 myö, angiospermler hızlı bir çeşitlenme göstermiş ve gimnospermler üzerinde ekolojik dominansi kurmuşlardır.

Mesozoikte, anatomik bakımdan gelişmiş birçok böcek grubunda artış gerçekleşmiştir. Kretase'nin geç dönemlerine kadar karıncalar ve sosyal arılar dahil çok sayıda **böcek familyası** evrimleşmiştir. Kretasenin başından sonuna kadar, hatta daha sonraları bile böcekler ile angiospermler birbirlerinin evrimini etkilemiş ve bu etkilenme sonucu her iki canlı grubunda da çeşitlenme hız kazanmıştır. Farklı tozlayıcı (polinatör) böcek grubu evrimleşirken, çiçeklerin adaptif modifikasyonları da farklı polinatörlere uygun duruma gelerek günümüz bitkilerinin çiçeklenme açısından büyük oranda çeşitlenmesine sebep olmuştur. Dolayısıyla, karasal bitkilerin çeşitlenmesinde, böceklerin ve buna bağlı olarak da angiospermlerin artışının önemi büyüktür.

9. 3. 3. Omurgalılar

Amniota grupları, çoğunlukla başın temporal bölgesinde yer alan deliklerin sayısı ile birbirlerinden ayrılırlar. Bunlardan biri **deniz reptilleri**'dir; geç Triyastan başlayarak Kretasenin sonuna kadar gelişimlerini sürdüren bu grup, şekil olarak yunus balıklarına benzeyen ***Ichthyosaurusları*** da kapsamaktadır.

İki adet temporal açıklığı bulunan ***diapsidler***, çok çeşitli reptil gruplarına evrimleşmiştir. Kertenkelelerin de dahil olduğu büyük diapsid soyu olan lepidosauromorflar, Jura devrinin sonuna doğru modern alttakımlara (subordo) farklılaşmış ve Kretasenin sonuna doğru da modern familyalara (familia) ayrılmışlardır. Kertenkelelerin bir grubu, yılanlara evrimleşmiştir. Yılanlar muhtemelen ilk kez Jura devrinde ortaya çıkmış fakat onların ilk fosil kayıtlarına ancak geç Kretasede rastlanılmıştır.

Archosauromorf diapsidler, Mesozoik reptillerinin en çok çeşitlenen hayvanları olmuştur. Geç Permiyen ve Triyas ***Archosaurlarının*** pek çoğu bir metre boyunda veya daha uzun olup oldukça yaygın duruma geçmiş predatörlerdi. Onların sahip olduğu tmel vücut planından çok sayıda özelleşmiş form evrimleşmiştir. En yüksek düzeyde değişime uğramış Archosaurlar arasında ***Pterosaurlar*** önemli bir yer tutar. Uçma özelliğine sahip olan Pterosaurlarda kanat, ön ekstremitelerin dördüncü parmağının arka kenarından vücut boyunca uzanan bir zardan ibarettir. Pterosaurlar uçabilen en büyük vertebrat grubu olarak bilinir.

Dinosaurlar (dinozorlar) Archosaurlardan evrimleşmişlerdir. Onlar sadece eski ve büyük hayvanlar değil, aynı zamanda soyları tamamen tükenmiş hayvanlardır. Ayrıca, onlar, leğen kemiğinin (pelvis) şekline göre birbirlerinden ayırt edilebilen ***Saurichia*** ve ***Ornithischia*** takımlarının da üyeleridir. Bu her iki takımın üyeleri hem **bipedal** (iki ayaklı) ve hem de bipedal atalardan evrimleşmiş **quadripedal** (dört ayaklı) formları içerir. Ayrıca, bu iki takım Triyasta ortaya çıkmış fakat onların hiçbiri Jura devrine kadar çeşitlenememiştir.

Dinosaurlar oldukça çeşitlenmiş ve onların 39'dan fazla familyası tanımlanmıştır. Saurichia takımı karnivorları, bipedal ***Theropodlar*** ile herbivorları ve quadripedal ***Sauropodları*** kapsar. Theropodlar arasında en dikkat çekenlerden biri, iri ve keskin pençeli *Deinonychus* ve diğeri de *Tyrannosaurus rex*'tir. *Tyrannosaurus rex*'in geç Kretasede ortaya çıktığı, boyunun ayakta 15 metre ve ağırlığının 7 ton olduğu tahmin edilmektedir. Theropodların bir üçüncüsü ise daha küçük yapıda olup bunlardan da **kuşlar** evrimleşmiştir. Sauropodlar, küçük kafalı ve uzun boyunlu herbivorlar olup gelmiş geçmiş en büyük sürüngenlerdir. Başlıca temsilcileri karalarda uzun süre yaşamış *Apatosauruslar* (= *Brontosauruslar*), 80 tondan daha ağır *Brachiosaurlar* ve yaklaşık 30 metre boyunda *Diplodocus*'tur.

Öte yandan, çok sayıda dişleri bulunan ve herbivor olan Ornithischia takımı, sahip olduğu dorsal plakaları sayesinde termoregülasyonu (ısı düzenlenmesini) başaran ***Stegosauruslar*** ile ***Ceratopsiyonları*** (boynuzlu dinozorları) kapsar.

Kretasenin sonunda nesilleri tükenen Ceratopsiyonlardan geriye Dinosaurların yalnızca bir soyu kalmıştır. Bu soydan gelenler geç Kretasede veya erken Tersiyerde geniş bir yayılma göstermişler; bugün ise, yaklaşık 10.000 yaşayan türü içermektedirler. Daha çok **kuşlar** olarak bilinen bu Dinosaurlardan başka, yaşayan ***Archosauria*** grubu da 22 timsah türünü içermektedir.

Bir tek temporal açıklığı bulunan geç Paleozoik **Sinapsidler**inden, Juranın ortalarına kadar "memeli benzeri" reptiller olan ***terapsidler*** meydana gelmiştir. Memelilere en yakın olarak dikkate alınabilecek grup Terapsidlerin soyundan gelen ve geç Triyas ile erken Jura devrinde ortaya çıkan **Morganukodont**lardır. Pek çok memelinin evrimleştiği ana grup, memeliler ve onlardan öncekilerin bir karışımı olan **Therian memelileri grubu** olup Kretasenin başından beri var oldukları bilinmektedir. Therian memelileri, Marsupialler ile yakın akraba olan bir grubu içermesine karşın, günümüzün yaşayan iki büyük memeli alt sınıfı (subclass), yani *Marsupialia*'nın (keseli memeliler) ve *Eutheriaular*'ın (plasentalı memeliler) fosiller üzerinden ayırımı, geç Kretase'ye kadar net bir şekilde yapılamamıştır.

9. 4. SENOZOİK (III. ZAMAN) HAYATI

Üçüncü zaman olarak bilinen Senozoik, yer tarihinin 65,5 myö'sinden günümüze kadar olan süreyi kapsar; **Paleosen, Eosen, Oligosen, Miyosen, Pliyosen** ve **Pleyistosen** olmak üzere altı alt devire ayrılır. Biz halen Pleistosen alt devrindeyiz; ancak son 10.000 yılı yedinci alt devir (**Holosen**) olarak dikkate alan araştırmacıların sayısı da oldukça yüksektir. Genellikle ilk beş alt devir (65,5 – 1,8 myö. arası) **Tersiyer devri**, Pleistosen ile Holosen'in ikisi birlikte ise (1,8 myö'den günümüze kadar) **Kuaterner devri** olarak kabul edilir. Ancak, bazı paleontologların Senozoik zamanı **Paleojen** (65,5 – 23 myö arası) ve **Neojen** (23 myö'sinden günümüze kadar) diye ayırdıkları da bilinmektedir.

Senozoik'in başlamasına kadar Kuzey Amerika batıya doğru hareket etmiş, açıkçası Lavrasya'dan ayrılmıştı; fakat bu zamanın büyük bir kısmında deniz suyu seviyesinin alçalması nedeniyle, Alaska ile Sibirya arasında ortaya çıkan **Bering Kara Köprüsü**, hala Kuzey Amerika'nın Lavrasya ile bağlantısını sürdürmesine olanak vermekteydi. Gondwana kıtası Güney Amerika, Afrika, Hindistan ve Antarktika + Avustralya (bu iki kara parçası ancak Eosende birbirlerinden tamamen ayrılmışlardır) kıta parçalarına ayrılmıştı. Miyosen boyunca (yaklaşık 18 – 14 myö), Afrika Güneydoğu Asya ile kontakt kurmuş, Hindistan ile Asya'nın çarpışması sonucunda **Himalaya dağları** oluşmuş ve Avustralya kuzeye doğru hareket ederek güney doğu Asya'ya yaklaşmıştır. Pliyosen sırasında (yaklaşık 3,5 myö), Kuzey ve Güney Amerika kıtaları arasında **Panama Kıstağı** ortaya çıkmış ve bu iki Amerika kıtası arasında ilk kez bağlantı kurulmuştur.

Kıta ve okyanusların bu tarzda tekrar gruplaşmaları, iklimde büyük değişimlere neden olmuştur. Eosen ve Oligosen alt devirlerinde, küresel soğuma ve kuraklık hâkim olmuş; bu periyotlarda geniş savanlar oluşmuş ve Antarktika buzullarla örtülmüştür. Deniz seviyesi düzensiz değişimler göstermeye başlamış, geç Oligosende (yaklaşık 25 myö) ise şiddetli bir düşüş göstermiştir. Pliyosen boyunca temperatür birkaç derece yükselmiş fakat söz konusu alt devrin sonuna doğru iyice düşmüş ve buna bağlı olarak bir dizi buzullaşma olayı meydana gelmiştir. Oluşan bu buzullar, Pleistosen boyunca (yaklaşık 3 myö) varlıklarını sürdürmüştür.

9. 4. 1. Sularda Hayat

Kretase/Tersiyer (K/T) kitlesel yok oluşundan sonra bazı deniz canlılarından gelen gruplar, Senozoik'in başlarında çoğalmış ve oyuklar içerisinde gizlenerek yaşayan ***Echinodermata*** (derisidikenliler) gibi bazı taksonlara evrimleşmişlerdir. Yine Senozoik boyunca ***Teleostei*** (kemikli balıklar) çeşitlenmelerini sürdürerek birçok akuatik vertebrattan farklı duruma geçmişlerdir.

Pleistosen boyunca suyun buzullar halinde tutulması nedeniyle, deniz seviyesi bu günkü seviyesinin 100 metre daha altına inmiştir. Bu alt devir boyunca Kuzey Amerikanın Atlas Okyanusu kıyıları boyunca o günkü yumuşakça türlerinin %70'i yok olmuş, benzer yok oluşlar tropik bölge yakınlarında da gerçekleşmiştir.

9. 4. 2. Karalarda Hayat

Angiospermlerin ve böceklerin birçok modern familyası Eosende veya biraz daha erken dönemlerde farklılaşmaya uğramıştır. Geç Eosen ile Oligosen'in pek çok fosil böceği, halen yaşamakta olan Genus'lara dahil edilmektedir. Oligosende gelişen bitki gruplarından biri büyük bir adaptif yayılma göstererek savanların dominant **çayır bitkilerine,** diğeri ise yine savanların ağaçsı atalarından gelen başka **otsu bitkilere** evrimleşmiştir.

Kuşların yaşayan birçok takımı ve familyası Eosen (55,8-33,9 myö) ve Oligosende (33,9-23 myö) ortaya çıkmıştır. Kuşların en büyük takımı olan Passeriformes ilk kez Miyosende (23-5,5 myö) önemli bir çeşitlenme göstermiştir. Diğer bir büyük adaptif yayılma, özellikle Oligosende, yılanlarda görülmüştür. Bu gün yılanların beslendikleri canlılar solucanlardan termitlere, kuş yumurtalarından yabanıl

domuz yavrularına kadar geniş bir yelpaze oluşturmaktadır. Ve yine onların deniz, kara ve arboreal (ağaçlarda yaşayan) formları bulunmaktadır.

9. 4. 3. Memelilerin Adaptif Yayılışı

Modern takımlar olarak tanımlanmış hemen hemen tüm memeli fosillerinin, K/T sınırından sonra meydana gelmiş olan memelilere ait olduğu ortaya konmuştur. DNA sekans analizlerinin fosil kayıtlardan elde edilen veriler ile kalibrasyonu, memelilerin birçok soyunun Kretase devrinde evrimleştiğini fakat onların vücutlarının genellikle küçük olduğunu, fazla yaygın duruma geçemediklerini ve muhtemelen Senozoik'e kadar ayırıcı ekolojik ve morfolojik karakterlerini tam olarak kazanamamış olduklarını göstermiştir. Ancak, memeliler **adaptif yayılışlarını**, büyük yapılı dinozor soylarının tamamen yok olmalarından; yani, avcı olan dinozorlar ile av olan memeliler arasındaki rekabetin ortadan kalkmasından sonra gerçekleştirmiştir.

Günümüzde Kuzey Amerika'daki ***Opossum*** hariç, yalnızca Avustralya ve Güney Amerika'da yaşayan ***Marsupialia*** (keseli memeliler) fosillerine Antarktika dahil tüm kıtalarda rastlanmaktadır. Kanguru ve Wombatları (Avustralya özgü keseli bir hayvan) kapsayan *Marsupialia* familyaları Tersiyer ortalarında evrimleşmiştir. Güney Amerika keseli hayvanları büyük bir adaptif yayılma göstermişler; bazıları kanguru farelerine ve diğer bazıları da uzun azı dişlerine sahip kedigillere benzeyen bu keselilerin büyük bir çoğunluğu, Pliosenin sonuna kadar ortadan kalkmıştır.

Öte yandan, keseli hayvanlara ek olarak, **plasentalı memelilerin** birçok grubu, Güney Amerikanın diğer kıtalardan uzun süreli ayrı kaldığı dönemde evrimleşmiştir; **atasal plasentalı**'ların ilk grubu, yani ***Edenata*** (bazı dişsiz memeliler) iri yer tembel hayvanını (Pleistosene kadar yaşamıştır), birkaç armadilloyu, karıncayiyenleri ve halen yaşamakta olan tembel hayvanı kapsamaktadır. Toynaklı memelilerin *(Ungulata)* en azından altı takımı (ordosu) koyunlara, gergedanlara, develere, fillere ve Güney Amerika'da evrimleşmiş kemirgenlere benzemekteydiler; geç Pliyosende Güney Amerika'nın Kuzey Amerika ile birleşmesinden sonra giderek sayıları azalmış ve sonunda nesilleri tamamen ortadan kalkmıştır. Birçok Güney Amerika memeli soyunun ortadan kalkmasının nedeni olarak ayılar, rakunlar, sansarlar ve develer gibi Kuzey Amerika memelilerinin Güney Amerika'ya geçmeleri gösterilmektedir.

Ataları kirpi benzeri böcekçiller (*İnsectivora*) olan **Primates** takımının ***Anthropoidea*** alt takımın üyeleri olan **maymunların** ilk kez Oligosende (25 myö) ve ilk ***Apelerin*** ise yaklaşık 22 myö Miyosende ortaya çıktıkları anlaşılmıştır. ***Homininae*** *(insanlar)*'ye ait en eski fosilleri ise yaklaşık 5 – 6 myö'sine tarihlenmiştir

Öte yandan, Primatların akrabası olan ***Rodentia*** (kemirgenler)'nın fosillerine ilk kez geç Paleosen fosilleri arasında rastlanmıştır. Kemirgenler, memelilerin en fazla çeşitlenme gösteren takımı durumuna gelmiştir. Özellikle son 10 milyon yıl içerisinde ratlar ve fareler olağan üstü bir çoğalma göstermişlerdir.

DNA analizlerinden elde edilen kullanılarak ortaya çıkarılmış **monofiletik** takımlar grubu (**"Afrotheria"**) soreks benzeri bazı hayvanlar ile deniz ayıları ve deniz filleri gibi farklı yapılardaki hayvanları kapsar. İlk kez Eosende kaydedilen bu grup, plasentalı takımlar arasında en eski bölünmelerden birini temsil etmektedir. Filler (*Proboscidea*) en fazla çeşitlenmeye maruz kalmış ve en azından 40 farklı cinse (genus) farklılaşmışlardır. Bunlardan yünlü mamutlar son buzullaşmanın başından sonuna kadar (yaklaşık 10.000 yıl öncesine kadar) yaşamlarını sürdürmüş ve bu gün onlardan geriye iki farklı genus (Afrika ve Hindistan filleri) kalmıştır.

Eosende, ***Condilartha*** (ilkel toynaklılar) diye isimlendirilen **parafiletik** ana gruptan *Carnivora* (etle beslenenler) ve *Uygulata* (toynaklı) grubuna dahil memeliler meydana gelmiş ve geniş bir yayılma göstermişlerdir. Bunlar, ***Perissodactilia*** ve ***Artiodactilia*** olmak üzere iki takıma ayrılılar. Perissodactilia (tek toynaklılar) takımının üyeleri Eosenden Miyosene kadar çeşitlenmiş, daha sonra yavaş yavaş azalmış ve onlardan geriye halen günümüzde yaşamlarını sürdüren birkaç gergedan, at ve tapir türü kalmıştır. Artiodaktilia takımının üyeleri ilk kez Miyosende ortaya çıkmış tavşan büyüklüğünde canlılar olup daha çok domuzlara, develere ve geviş getiren hayvanlara benzemekteydiler. Bu devirde geviş getiren (***Ruminantia***) hayvanlar çoğunlukla Eski Dünya'da olmak üzere yaygın hale geçmeye başlamışlar, bu yayılış özellikle çayırlık sahaların artışına paralel olarak gerçekleşmiştir. Bu takımın familyaları arasında geyikler, zürafalar ve onların akrabaları, çeşitli antiloplar (ceylanlar ve karacalar), koyunlar, keçiler ve sığırlar başta gelmektedir. Son araştırmalar, Eosen devrinde Artiodaktilia soylarından bir tanesinin **akuatik yaşama** geçtiğini ve memeli deniz hayvanı olan balinalar ile yunusları meydana getirmiş olduğunu ortaya koymuştur.

9. 4. 4. Pleyistosen Olayları

Yaklaşık 1,8 myö'sinden günümüze kadar olan süreyi kapsayan ve üçüncü zamanını son çağı olan Pleistosende meydana gelmiş olayların bilinmesi, günümüz canlılarının nasıl meydana geldiğinin ve yer yüzünün bugün birbirleriyle bağlantısı olmayan büyük kara parçalarına nasıl yayıldıklarının anlaşılması bakımından kritik öneme sahiptir.

Pleiostesenin başlangıcına kadar kıtalar bugünkü pozisyonlarını almışlardı. Küresel sıcaklık 3 milyon yıl öncesinden düşmeye başlamış, Pleistosenin kendisi yaklaşık 100.000 yıl süren zorlu ve düzensiz değişimlere maruz kalmıştır. Sıcaklık düşüşüne bağlı olarak kıtaların yüksek rakımlı bölgelerinde oluşan buzullar 2 km. kalınlığa ulaşmış, daha sıcak peryotlarda ise geri çekilmişlerdir. Söz konusu çağda, pek çoğu küçük olmakla beraber, en azından dört büyük buzul ilerlemesi meydana gelmiştir. En yakın buzul devresi maksimum duruma 18.000 yıl önce ulaşmış, fakat 15.000 – 8.000 yılları arasında buzullar tekrar erimiştir. Buzullaşma dönemlerinde deniz seviyesi bugünküne göre 100 metre kadar düşmüştür. Bu düşüş sırasında kıtaların şelf bölgeleri açığa çıkmış, birçok kıtanın kenarları bugünkü sınırların çok ötesine uzanarak karaların adalar ile bağlantı kurmasına yol açmış; örneğin, Japonya Asya'nın bir yarımadası durumuna geçmiş, Yeni Gine ile Avustralya birbirlerine bağlanmış, Malay takımadaları Güneydoğu Asya'nın bir uzantısı halini almıştır. Ekvator bölgesindeki sıcaklık hemen hemen bugünküne yakın olmakla beraber, enlemler arası temperatür farkı bugünküne göre oldukça fazlaydı. Buzul çağında küresel iklim genel olarak kuraktı ve bu nedenle yağmur ormanları kısmen daha elverişli dar sahalara çekilmiş, buna karşılık çayırlık alanlar genişlemiştir. Buzul arası periyotlarda ise, iklim daha sıcak ve yağmurluydu.

Bu jeolojik ve meteorolojik olaylar, canlıların yeryüzündeki dağılımlarını oldukça derin bir şekilde etkilemiştir. Deniz seviyesinin düştüğü zaman pek çok karasal tür, günümüzde birbirlerinden izole olmuş durumda bulunan kara kütleleri arasında göç etmişlerdir. Örneğin, **Bering kara köprüsü** üzerinden iri kıllı mamutlar, bizonlar ve hatta insanlar Asya'dan Kuzey Amerika'ya geçmiştir. Birçok tür buzul dönemlerinde düşük enlemlere, buzul arası dönemlerde ise daha yüksek enlemlere doğru yer değiştirmiş; tropik türler ise bu günkü sınırlarından daha uzaklara kadar yayılmışlardır. Fillerin, hipopotamların (su aygırlarının) ve aslanların fosilleri İngiltere'de buzullar ası sedimanlardan çıkarılırken, ladin türü bitkiler ve misk sığırı gibi arktik türler buzul dönemlerinde Birleşik Devletlerin

güneyinde yayılış göstermekteydiler. Yine buzul devri sırasında, elverişli koşullar oluştukça, aynı tarzda geniş bir dağılım gösteren pek çok tür, ayrı ayrı sahalarda izole duruma gelmişlerdir. Bu şekilde birbirlerinden izole olan populasyonlar, genotipik ve buna bağlı olarak fenotipik farklılaşmalara uğramış ve yeni türler haline geçmişlerdir **(allopatrik** = çoğrafik türleşme). Hatta bazı buzul sahalarında sıkışıp kalan populasyonlar, kendi türlerinin asıl yayılma alanlarından izole olmuşlardır. Bunlara karşılık, birçok tür, bir ya da birkaç bölgesel barınma alanından çok daha geniş sahalara dağılmış ve bugün yaşadıkları sahalara son 8.000 yılda ulaşmışlardır.

Türlerin coğrafik dağılımlarındaki değişimlerden başka, Pleistosenin en dikkat çekici olaylarından birisi de bazı canlıların nesillerinin tükenmesidir. Örneğin, çok az bir soğuğa bile direnç göstermeyecek yapıda olan ve sığ denizlerde yaşayan birçok omurgasız türü, özellikle tropik türler, tamamen yok olmuşlardır. Karalarda ise, küçük vertebrat grupları yaşamlarını sürdürebilmişlerse de, iri vücutlu memeliler ve kuşların büyük bir kısmı ortadan kalkmıştır. Nesli tükenen bu hayvanların arasında mamutlar, iri-uzun dişleri sahip kedigiller, dev bizonlar, büyük kurtlar, yer tembel hayvanı ve endemik Güney Amerika toynaklı hayvanları yer almaktadır. Bu "**megafaunal yok oluş**ta" çevresel koşullar kadar, arkeolojik bulgulardan anlaşıldığı üzere, çeşitli silahlar icat edip kullanan insanlar da etkili olmuştur. İnsanların doğa üzerideki olumsuz etkilerinin bu günkü hızıyla devam etmesine, gelecek 50 yıl içerisinde meydana gelecek iklim değişikliklerinin etkileri de eklenince, canlı türlerinin %18'i ile %35'inin tamamen yok olacağı hesaplanmaktadır.

Çeşitli jeolojik zamanlarda ortaya çıkan kıtasal ve klimatolojik (iklimsel) değişimlere bağlı olarak meydana gelen canlılar, özet olarak Tablo 9-1'de gösterilmiştir.

Tablo 9-1: Jeolojik Zamanlar ve Bu zamanlarda Ortaya Çıkan Canlılar

ZAMAN	DEVİR	ALTDEVİR	MYÖ	Yerkürenin jeolojik ve klimatolojik değişimleri	Meydana gelen Canlı grupları
SENOZOİK	KUATERNER	Holosen Pleistosen	**0,01** **2** 3,5	İklim çok soğuk, Tekrarlanan buzullar.	Uygarlığın doğuşu, **İlk insanlar evrimleşti.**
	TERSİYER	Pliosen Miyosen Oligosen Eosen Paleosen	**5** **25** **65**	İklim soğudu. Kıtalar bugünkü pozisyonlarına yaklaştı,	İlk *Hominidler*, **Memeliler, kuşlar,** böcekler ve çiçekli bitkiler karada dominant duruma geçti.
MESOZOİK	KRETASE		**145-65** **144**	Yukatan yarımadasına meteor çarptı. Kuzey kıtaları birleşti, Kayalık dağları oluştu.	Devrin sonuna doğru Dinozorlar dahil türlerin % 76'sı kayboldu. **(Kitlesel yok oluş).** Memeliler ve Çiçekli bitkiler çeşitlendi.
	JURA		**200-145**	Lavrasya ve Gondwana kıtaları oluştu. İklim sıcak	İlk kuşlar görüldü. **Dinozorlar ominant duruma geçti,**

	TRİAS		251-200	Pangea yavaş yavaş parçalandı, İklim sıcak	İlk dinozorlar, Gimnosferlerin dominant oluşu,
PALEOZOİK	PERMİYEN		290-251	Kıtalar Pangea halinde, Pangeanın içi kurak. Büyük buzullar oluştu.	**(Kitlesel yok oluş)** Devrin sonuna doğru *Trilobitler* dahil türlerin %76'sı yok oldu. **Reptiller yaygın,** Amfibiler ve vaskü-ler bitkiler azaldı.
	KARBONİFER		354 - 290 350	Enlemsel iklim derecelenmeleri ortaya çıkmış İklim sıcak.	**Amfibiler yaygın** İlk reptiller, Böceklerin ilk büyük yayılışı. Gimnospermler, Yoğun ormanlar; İlk vasküler bitkiler, eğreltiler
	DEVONİYEN		408 - 354	Kıtaların çarpışması, Meteor çarpması.	**Türlerin % 82'si yok oldu.** **Balıklar çeşitlendi,** İlk Amfibiler ve böcekler. İlk tohumlu bitkile-rin ortaya çıkışı. Vasküler bitkilerin yayılışı

	SİLURİYEN		444 - 408	İki büyük kıta oluştu; Deniz seviyesi yükseldi İklim sıcak.	**İlk kemikli balıklar evrimleşti;** İlk vasküler bitkiler ortaya çıktı.
	ORDOVİZYEN		500 - 444	Gondwana'nın Güney kutbuna hareketi, Yoğun buzullaşma ve deniz seviyesinin düşmesi.	İlk omurgalılar, Bazı Arthropodların karada yayılışı; Bol miktarda deniz algi
	KAMBRİYEN		542-500 543	Oksijen (O_2) seviyesi bugünkü ne yakın.	Fotosentetik bakteriler; Deniz omurgasızları
PROTEROZOİK			**2.500**	O_2 seviyesi %26 dolayında.	Ediacaran faunası
ARKEAN			**3.800**	O_2 seviyesi %22 dolayında	Ökaryotların evrimi

10.BÖLÜM

FOSİL KAYITLARI VE YÜKSEK TAKSONLARIN EVRİMİ

Bir önceki bölümde, hayatın yeryüzünde ilk kez ortaya çıkışından günümüze doğru farklılaşması ve büyük organizma gruplarının kitlesel yok oluşu gibi, hayat öyküsündeki bazı önemli konular ele alınmıştır. Bu bölümde ise, atasal grupların evrimsel süreçte kazanmış oldukları farklı adaptif özelliklere bağlı olarak **yüksek taksonların** meydana gelişi **fosil kayıtlardan** yararlanılarak incelenecektir.

10.1. FOSİLLERİN OLUŞUMU

En yaygın fosilleşme süreci, mineralleşme olarak adlandırılan süreçtir. Mineralleşme sürecinde, öncelikle ölen hayvanın bedeninin kısa bir süre içerisinde toprak, çamur ya da kumun altında kalarak havayla temasının kesilmesi gereklidir. Bunu takip eden aylar boyunca hayvanın gömüldüğü yerin üzerini yeni toprak tabakaları örter. Bu tabakalar, hayvanın bedenini dış etkenlerden ve fiziksel aşınmalardan koruyan özel bir kalkan görevi yapar. Giderek daha çok tabaka üst üste birikir ve birkaç yüzyıl içinde canlının bedeni yeryüzeyinin ya da deniz tabanının birkaç metre altında kalır. Bu süreçte, organizmanın yumuşak kısımları hızlı bir şekilde çürür; yalnızca kemikler, dişler, kabuklar ile bitkilerde odunsu yapılar ve yapraklar kalır. Fosilleşmenin en iyi örnekleri, gerçekten kemikli ve kabuklu iskeletleri olan hayvanlarda görülmektedir

Zaman içerisinde hayvanın kemik, kabuk, pul ve kıkırdak gibi dokuları yavaş yavaş kimyasal bozunmaya uğrar. Bozunmaya uğrayan dokuların içerisine yeraltı suları sızmaya başlar ve bu suların içerdikleri mineraller zamanla dokulardaki kimyasal maddelerin yerini alır. Dokulardaki kimyasal maddelerin yerine geçen mineraller, aşınmaya ve bozunmaya karşı çok daha dayanıklı olan **kalsit, silis** ve **demir** gibi kayaç yapıcı minerallerdir. Milyonlarca yıl içerisinde söz konusu mineraller canlının vücudundaki dokuların yerini alır; böylece, ölmüş olan organizmanın adeta **taştan bir kopyası** çıkarılmış olur. Sonuçta, orijinal canlı ile birebir aynı şekle sahip fakat yapısı kayaç olan **fosil** meydana gelmiş olur. Fosil herhangi bir organizmanın tüm iskeletinin bir görüntüsü olabileceği gibi (Şekil 10-1), onun yalnızca bir organının, ayak izlerinin, parmaklarının ya da moleküllerinin izlerinin görüntüsü de olabilir.

10.1.1. Fosillerin Korunması

Görüldüğü üzere, fosiller en çok sedimanter kayaçlar içerisinde oluşmaktadır. Bunun dışında soğumuş lav örtüleri, iğne yapraklı bitkilerin salgıladığı reçine, katran ve kehribar gibi maddeler de fosillerin korunması açısından oldukça önemlidirler.

Fosil kayıtlarının genellikle tam olmaması ve az miktarda meydana gelmiş olması nedeniyle, birçok türün ve yüksek taksonun kökenleri (orijinleri) çok iyi bir şekilde belgelenememiştir. Fosil kayıtların az bulunmasının başlıca nedenlerinden biri, iskelet ya da kabuk gibi sert yapılardan yoksun, kırılgan yapıları bulunan veya çürümenin hızlı olduğu rutubetli ormanlar ve benzeri ortamlarda yaşayan canlıların çok az olarak fosilleşebilmeleridir. İkincisi, fosilin oluşabilmesi için organizmanın içerisine düştüğü **sedimanın** ilk kez kayaç haline gelecek şekilde sertleşmesi; bu kayacın aşınmadan, metamorfizmaya uğramadan ya da daha derinlere batmadan milyonlarca yıl olduğu yerde kalmasının gerekli oluşudur. Üçüncüsü, tabakalaşmanın doğru yerde ve zamanda olmaması nedeniyle, evrimsel sürecini başka yerlerde tamamlamış ve yeni özellikler kazanmış bir türün, daha sonra iskeletinin bulunduğu yere sürüklemiş olmasıdır.



Şekil 10 – 1: Bazı fosil örnekleri. (a) Denizyıldızı fosilinin üstten, (b) Denizkestanesi ve (c) Midye fosillerinin alttan görünüşü (Bahçeci, 2007'den)

10.1.2. Fosillerin Yaşının Saptanması

Günümüzde sedimanter kayaçların ve dolayısıyla onların içerisinde yer alan fosillerin yaşları **radyoizotop yöntemiyle** saptanmaktadır. Bu amaçla en çok kullanılan izotoplar Karbon-14, Potasyum-40 ve Uranyum-238'dir. Yaş saptanması ile ilgili ayrıntılı bilgi için **Yer Bilimi** kitabımıza bakılabilir (*).

10.2. YÜKSEK TAKSONLARIN EVRİMİNİN FOSİL KAYITLAR ÜZERİNDEN İZLENMESİ

Günümüze kadar tanımlanmış yaklaşık 250.000 fosil tür, geçmişte yaşamış türlerin %1'inden daha az bir kısmını temsil etmektedir. Fosil kayıtlarla ilgili iki temel soru karşımıza çıkmaktadır. Birincisi, fosil kayıtların gerçekten evrimsel değişime kanıt olup olamayacağı ve ikincisi de evrimsel sürecin Darwin'in ileri sürdüğü gibi tedrici olup olmadığıdır. Birinci sorunun cevabı kesin olarak "evet"tir; ikincisinin cevabı ise, bu kitabın 5. Bölümünde de tartışıldığı üzere, tedrici evrimin yanında **sıçramalı evrimin** de var olmasıdır.

Bu kısımda özellikle, **makroevrimsel değişim**, yani uzun süreleri kapsayan jeolojik devirler boyunca kazanılmış adaptif özelliklere bağlı olarak yüksek taksonların ortaya çıkışı ile ilgili örnekler sunulacaktır. Bu örnekler **homoloji**, fonksiyon değişimine de yol açan **yapısal farklılaşmalar** ve **mozaik evrim** gibi önemli ilkeleri de ortaya koyacaktır. Ayrıca, söz konusu örnekler evrim karşıtlarının "fosil kayıtlar makroevrim için yeterli belgeler değildir" şeklindeki iddialarının yanlışlığına da cevap oluşturacaktır. Biyoloji alanında eğitim görmüş her hangi bir insan, sunulacak örnekler üzerinde gözlenecek değişimin, böylesi art niyetli iddialarla örtülemeyeceğini rahatlıkla ifade edebilecek bilgi donanımına sahip olacaktır.

10.2.1. Balıkların Evrimi

İlk omurgalı hayvanlar olan balıklar, 550 myö Kambriyen devrinin ortalarında, okyanuslarda meydana gelmiş ve 100 myö'sine kadar omurgalıların tek temsilcisi olmuşlardır. Çift yüzgeçleri ve çeneleri bulunmayan bu atasal balıklar ***Agnatha*** (Çenesiz balıklar) olarak bilinir.

* Yer Bilimi (Göktuğ Basın Yayın Dağıtım ve Pazarlama, Amasya-2007).

Agnatha'dan, hepsi çenelere sahip beş büyük balık soyu meydana gelmiştir. Bunların ikisi plakodermler ve dikenli balıklardır. Üçüncüsü köpek balıkları olup kıkırdak iskelete sahiptir. Diğer ikisi ise kemikli balıklardır. Agnatha grubu balıkların büyük bir kısmı yaklaşık 350 myö Devoniyenin ortalarına doğru ortadan kalkmış, onlardan günümüze Lampreyler ve Hagfişler olmak üzere iki grup ulaşmıştır. Halen yaşayan bu çenesiz balıklarda **notokord** (sırt ipi) hayat boyu kalır ve vücutları kıkırdaktan yapılmış bir iç iskelet tarafından desteklenir. Fosil kayıtlar, atasal çenesiz balıkların kemik iskelete sahip olduğunu fakat evrimsel süreç boyunca kemik iskeletin kaybolduğunu göstermektedir.

Günümüzden yaklaşık 410 myö Silüriyen devrinin sonuna doğru, omurgalılarda **çene oluşumu** gerçekleşmiştir.Günümüz omurgalılarının karakteristik ısırıcı çeneleri bir veya b irden fazla solungaç yayının modifikasyonu (değişimi) sonucu meydana gelmiştir. Çenelerin oluşumu, omurgalıların evrimsel süreçteki en önemli kazanımlarından bir tanesidir. Çenelerin gelişmesi, balıkların usta predatörler haline gelmelerini sağladığı gibi, onlara kendilerini savunma ve yeni besin kaynaklarını kullanma olanağını da sağlamıştır. Aynı zamanda, çeneleri sayesinde besinlerini ısırabilme ve çiğneyebilme yeteneği de kazanan bu balıklar, kendi çenesiz atalarına göre daha üstün bir **adaptasyon kapasitesine** sahip olmuş ve zamanla kendi atalarının yerlerini büyük ölçüde işgal etmişlerdir.

Gnathostoma (Çeneli balıklar) olarak da bilinen bu yeni balık grubundan *Placodermata* (zırhlı balıklar), *Chondrichtyes* (kıkırdaklı balıklar) ve *Osteichtyes* (kemikli balıklar) diye üç balık grubu meydana gelmiştir. Devoniyen devrinin sonuna doğru Placodermler'in büyük bir çoğunluğunun soyları tükenmiştir.

Günümüzdeki temsilcileri köpek balıkları ve tırpanalar olan kıkırdaklı balıklar (*Chondrichtyes*), yaklaşık 390 myö Placoderm atalarından evrimleşmiş olup bunların hepsinin iskeleti kıkırdaktan yapılmıştır. Yumuşak, hafif ve elastik yapıdaki kıkırdak iskeletleri sayesinde iyi birer yüzücü olmuşlardır. Ayrıca kuvvetli ve hareketli yüzgeçlere sahip olmaları, onlara su içerisinde hızlı bir şekilde hareket etme ve hareket halinde iken avlarını çabucak yakalayabilme avantajını da kazandırmıştır. Bu avantajları sayesinde, dünyanın her tarafında hızla Placodermlerin yerini almışlardır.

Çeneli balıkların son grubu *Osteichtyes* (kemikli balıklar)'dır. İlk kemikli balıklar olan *Sarcopterygii*'nin yüzgeçleri yuvarlaktır ve bu

nedenle **yuvarlak yüzgeçli balıklar** olarak isimlendirilmektedirler. Yuvarlak yüzgeçli balıkların günümüzde yalnızca dört genusu yaşamaktadır. Bunlara **Sölokantlar** ve **akciğerli balıklar** da dâhildir. Bu balıklar muhtemelen tatlı sularda yaşamaktaydı; sular durgun ve asidik olduğu zaman oksijen alımı ve karbondioksit salınımı zorlaşınca, akciğerleriyle solunum yaparak hayatta kalmayı başarmışlar ve daha sonraları okyanuslara dönmüşlerdir. **Amfibiler** de bu atasal balık grubundan gelişmiştir. Akciğerli balıkların halen Avustralya'da yaşamakta olan tek bir temsilcisi bulunmaktadır.

En eski **ışınsal yüzgeçli balıklar**, yaklaşık 200 myö dominant durumdaydılar. 100 myö, üst üste gelecek şekilde dizilmiş olan sikloid pulların yerini **teleoist pulların** almasıyla ortaya çıkmıştır. Teleoist balıklar evrimsel süreçte gelişmiş olan **yüzme keseleri** sayesinde, su içerisinde herhangi bir güç harcamadan sabit bir şekilde kalabilmektedirler. Bu balıklar, yüzme keselerini gaz ile doldurmak suretiyle, **yüzme yoğunluklarını** ayarlayabilmekte; bu sayede, kıkırdak iskelete göre daha ağır olan kemik iskeletli balığın su içerisinde batmaksızın kalabilmesi, yüzme keselerindeki gazı azaltarak daha derinlere inmesi ve gaz doldurularak yüzeye çıkması, yüzgeçlerini hareket ettirmesine gerek kalmaksızın (yani fazladan bir güç harcamaksızın) başarılmaktaydı. Yüzme keseleri, farinksin (yutak) dış çeperlerinden Devoniyen devrinde gelişmiştir. Bu devirde balıklarda büyük bir çeşitlenme görülmesi nedeniyle, Devoniyen **balık devri** olarak da isimlendirilmektedir.

10.2.2. Amfibilerin (İki Yaşamlıların) Evrimi

Sarcopterygii olarak isimlendirilen ilk yuvarlak yüzgeçli balıklar, yaklaşık 408 myö, erken Devoniyende ortaya çıkmıştır. Bunlar, birkaç tanesi halen yaşamakta olan akciğerli balıklar ile sölokantları kapsadığı gibi, soyları tamamen tükenmiş *Rhipidistia'yı* da kapsamaktadır.

Yaklaşık 350 myö Devoniyenin sonlarına doğru, yuvarlak yüzgeçli balıklar, karasal yaşama uyumda avantaj sağlayan bazı **preadaptasyonlara** sahip olmuşlardır. Bu ön adaptasyonlardan bir tanesi, çift haldeki **pektoral** (göğüs) ve **pelvik** (karın) **yüzgeçlerinin** vücuda bağlanma yerlerinin, yani bazal kısımlarının **genişlemesi**dir. Eninde sonunda bütün *Tetrapoda'*nın (dört bacaklılar) atası durumuna geçen bu balıklar, tatlı su göllerinin kenarlarında ve kısmen bataklık yerlerde yaşamaktaydır. Özellikle kurak dönemlerde, kendilerine yeni

bir göl ya da nehir bulabilmek için çift yüzgeçlerini bacak gibi kullanarak karada yer değiştirme/hyareket etme özelliğine sahip olmuşlardır. Gerçekten, **yılankafa balığı** diye isimlendirilen, yüzgeçleriyle yürüyebilen ve su dışında 3 gün canlı olarak kalabilen bir balığın, Çin'de Yangçe nehrinde yaşamakta olduğu 10 yıl kadar önce bildirilmiştir. Yuvarlak yüzgeçli balıkların bu ilkel bacak formları (aslında yüzgeçleri) milyonlarca yıl süren **seleksiyon baskısı** sonucunda **yürüme bacaklarına** dönüşmüştür.

Ön adaptasyonlardan ikincisi, karada yaşamayı mümkün kılan **akciğerlerin gelişmesi'**dir. Yukarıda değinildiği gibi, ilk akciğerler de yuvarlak yüzgeçli balıkların bir grubunda (*Dipnoi*) gelişmiştir. Bu ilkel akciğerler, günümüz tetrapodlarında görülen ve aslında hava ile solunum yapabilen akciğerlere tedrici olarak dönüşmüştür.

Üçüncü ön adaptasyon, **dolaşım sisteminde** meydana gelmiş olan ve kanı akciğerlerden tekrar kalbe taşıyan **yeni bir damarın** oluşmasıdır. Bu yeni damar sayesinde, akciğerlerde temizlenen kan hızlı bir şekilde kalbe dönmekte ve buradan da vücudun diğer kısımlarına yine hızla pompalanmaktadır.

Devoniyenin sonuna kadar, karada yaşamayı olanaklı kılan bu üç ön adaptasyona ve ortaya çıkmış diğer adaptasyonlara sahip olan eski yuvarlak yüzgeçli balıkların bir grubundan **ilk amfibiler** (*Amfibia* = iki yaşamlılar) meydana gelmiştir. İlk karasal omurgalılar olan amfibiler, karada vücutlarına destek sağlayan pektoral ve pelvik bacakları ile akciğer toplar damarının meydana gelmiş olması ve yaklaşık 350 myö Karbonifer devrinde uygun ekolojik koşulların ortaya çıkması gibi adaptif özellikleri sayesinde, yaygın duruma geçmişlerdir. Bu nedenle, Karbonifer devirlerine **amfibi çağı** da denilmektedir.

Tam ve eksiksiz olarak gelişmiş ilk amfibiler, Greenland (Grönland)'da geç Devoniyene ait tortullar arasında fosilleri bulunan ***Ichtyostega'***dır. Bunların daha büyük pektoral (göğüs) ve pelvik (kalça) kemerleri ile tamamen gelişmiş dört ekstremitesi bulunmaktadır. Ekstremitelerinin proksimal kemikleri *Rhipidistia'*nınkilerle doğrudan **homolog** olup, şekil olarak da onlarınkine benzer fakat parmak sayıları farklılık gösterir. *Ichtyostega* ve sonraki amfibilerle bağlantılı karasal formlar, beş parmaklı ekstremiteleriyle karada yürümeye daha iyi adapte olmuşlardır. *Ichtyostega* grubu hayvanlar, amfibiler ve hatta *Tetrapoda* gibi başlıca yüksek taksonların kökeniyle ilişkili ilginç örnekler sağlamaktadır.

Rhipidistia'dan *Ichtyostega*'ya geçiş **mozaik evrim** yoluyla gerçekleşmiştir; yani, bunların ekstremiteleri kafatası ve dişlerine göre daha hızlı evrimleşirken, bireysel özellikleri tedrici değişimler sonucu ortaya çıkmıştır.

İlkel amfibilerin soyu, yaklaşık 260 myö Permiyenin sonuna doğru, açıkçası P/T sınırında meydana gelen büyük yok oluş sırasında tamamen ortadan kalkmış; Triasın sonuna doğru yalnızca suya bağımlı olarak yaşayabilen amfibiler kalmıştır. Günümüze ulaşabilen az sayıdaki form bunların soyundan gelmektedir. Amfibilerin günümüzde yaşantılarını devam ettiren iki ordosu (takımı) vardır. Bunların birincisi Semenderleri de içeren *Caudata* ordosu, ikincisi ise su ve kara kurbağalarının tamamını içeren *Anura* ordosu'dur.

Yumurtalarının su kaybını önleyecek iç membranlardan ve kabuktan yoksun olması ve hatta **dış döllenmenin** görülmesi, amfibilerin suya bağımlı olarak yaşamalarının en önemli nedenlerden bir tanesidir. Öte yandan, *Anura* ordosunun üyelerinin gelişimlerini başkalaşım yoluyla tamamlamaları ve su içerisinde yumurtadan çıkan larvalarının **(iribaş)** solungaç solunumu yapması, suya bağımlı olarak yaşamalarının ikinci önemli nedenidir. İlk **gerçek akciğerlerin** amfibilerde gelişmiş olmasına karşın, bunların gerçek bir solunum için yetersiz kalması; dolayısıyla, nemli derilerinin ve ağızlarını çevreleyen zarın da solunuma katkıda bulunması, amfibilerin suya bağımlı olarak yaşamalarının üçüncü önemli nedenidir.

10.2.3. Reptillerin (Sürüngenlerin) Evrimi

İlk reptiller (*Reptilia* = sürüngenler**)** yaklaşık 300 myö Karbonifer devrinin sonuna doğru, ilkel amfibilerden gelişmiştir. Permiyende (300–290 myö) yaygın duruma gelerek birçok karasal nişte kendi amfibi atalarının yerine geçmişler ve Kretase'de çok iri yapılı ve dominant duruma gelmişlerdir. Bu nedenle Permiyen – Kretase arası periyod **reptil çağı** olarak bilinir.

Reptillerde gelişmiş olan iki adaptif özellik, onların kara hayatına uyumlarının gerçekleşmesinde önemli rol oynamıştır. Bunların birincisi, embriyonun su kaybetmesini engelleyen membranlara ve meşinimsi bir kabuğa, ayrıca embriyoyu besleyecek kadar besin deposuna sahip **amniyotik yumurta** tipinin gelişmiş olmasıdır. Reptillerden başka kuşlar ve yumurtlayan birkaç memelinin de tipik özelliği olan amniyotik yumurta, içerdiği suyun dış ortamda

buharlaşıp yok olmasını engellediği gibi, amniyon olarak isimlendirilen yumurta membranları gelişen embriyoyu da çepeçevre kuşatır. Embriyoda oluşan kan damarları, membranların yüzeyine (yani kabuğa) kadar uzanarak O_2 ve CO_2 değişimi gerçekleştirilmiş olur. Reptillerin kara hayatına uyumlarının gerçekleşmesinde önemli rol oynayan ikinci özellik, onların **çiftleşme organlarının** gelişmiş olmasıdır. Çiftleşme sırasında, erkeğin üreme hücreleri dişinin vücudu içerisine bırakıldığı için gerek spermler ve gerekse yumurta hücrelerinin döllenmeden önce kurumaları engellenmiş olmaktadır. Dolayısıyla, amfibilerdeki dış döllenmenin yerine reptillerde **iç döllenmenin** gelişmiş olması, karasal hayata geçişte önemli bir aşama olmuştur.

Reptillerde gözlenen adaptasyonlardan bir diğeri de vücut ısısının düzenlenmesidir. İlkel reptiller de balık ve amfibiler gibi **ektotermik**tir; yani, vücut ısılarını çevreden sağladıkları enerji ile düzenlemektedirler. Daha sonraları, reptillerin kendi vücut ısılarını düzenleme mekanizmalarına sahip olmaya başladıkları görülmektedir. Örneğin, incelenen bazı dinozorların fosil iskeletlerinde, **endotermik** (sıcakkanlı) hayvanların damarlanma özelliklerinin belirtileri saptanmıştır ki, bu durum en azından bazı dinozorların ısıyı koruyucu yapılara ve vücut örtülerine sahip olduklarını ifade eder. Beklide ilk kuşların evrimleştiği bazı dinozorlar, ilk gerçek kuşların ortaya çıkmasından önce, ısı izolasyonunu sağlayan tüylere sahip olmuşlardı. Esasında, vücut ısısının düzenlemesi açısından, endodermik hayvanlar ektodermik hayvanlara kıyasla çok daha fazla enerji harcamakta ve bu nedenle de daha fazla besin tüketmektedir. Ancak, **endotermik adaptasyon** hayatta kalma ve fonksiyonel olma bakımından daha üstün bir avantaj sağlamaktadır.

Reptiller, dominant kara hayvanları oldukları 250 milyon yıl boyunca çeşitli farklılaşmalar geçirmiş ve sonunda bugün hepsi de fosil gruplar olan dört büyük reptil soyu ortaya çıkmıştır. Bunlar ***Pelycosaurlar, Therapsidler, Thecodontlar*** ve ***Dinosaurlar*** (dinozorlar)'dır.

Pelycosaurlar, su sızdırmaz yumurtaları sayesinde, amfibilere göre karasal yaşama daha iyi adapte olmuş ilkel reptillerdir. İlk karasal omurgalılar olan bu grubun üyeleri, kas yapılarındaki değişim nedeniyle güçlü çenelere de sahiptirler. Güçlü çeneleri ve dişleri sayesinde kendi büyüklüğündeki (yaklaşık 200 kg.) hayvanları bile ısırarak öldürebilen bu güçlü predatör reptiller, 50 milyon yıl boyunca

dominant olarak yaşamış, kendi soylardan gelen *Therapsidler*'in 250 myö onların yerini almasıyla tamamen ortadan kalkmışlardır.

Therapsidler endoterm (sıcakkanlı) hayvanlar olup bu grubun üyeleri kendi *Pelycosaur* atalarından 10 kat daha fazla besin tüketmeleri ve hızlı metabolizmaları sayesinde daha aktiftiler. **Memeli benzeri reptiller** olarak da isimlendirilen *Therapsidler*, 20 *milyon* yıl boyunca dominant karasal omurgalılar olarak yaşamış, soğukkanlı reptil soyu olan *Thecodontlar*'ın onların yerini almasıyla, 230 myö tamamen ortadan kalkmışlardır.

Thecodontlar amfibiler ve ilkel reptiller gibi soğukkanlı hayvanlardı. Dünyanın ikliminin 230 myö ısınmasıyla endotermik *Therapsidler* avantajlı durumlarını kaybedince, soğukkanlı *Thecodontlar* hızla çoğalarak *Therapsidler*'in yerini almıştır. **Bipedal** (iki bacaklı) yürüyen ve ilk karasal omurgalılar olan *Thecodontlar*, 15 milyon yıl dominant olarak yaşadıktan sonra, yerlerini kendi soyundan gelen ***Dinosaurlar*** **(dinozorlar)** alınca yavaş yavaş ortadan kalkmışlardır.

Dinosaurlar yaklaşık olarak 220 myö bipedal sürüngenler olarak *Thecodontlar*'dan evrimleşmişlerdir. Yeni bir vücut şekline sahip olan dinozorların her iki bacağı da vücutlarının tam altında yer almaktaydı. Bu yapısal adaptasyon, vücut ağırlığının doğrudan doğruya bacaklar üzerine oturtulmasına, dolayısıyla onların oldukça çevik bir şekilde koşabilmelerine olanak sağlamıştır. Bir *Dinosaur* fosili, *Thecodont* fosilinden yan kalça eklemindeki deliğin varlığı ile ayırt edilir. Bacağın söz konusu deliğin altında yer alması, gücün içeriye değil dışarıya doğru yönlendirilmesini sağlar ve bu da onların hem dik durmalarına ve hem de hızlı koşmalarına olanak verir. *Dinosaurlar* karasal omurgalıların en başarılı hayvanları durumuna gelmiş ve 150 milyon yıl boyunca dominant olarak yaşamışlardır.

Bazı bilim insanlarına göre yerküreye bir meteorun çarpması, bazı bilim insanlarına göre de yaygın volkanik aktiviteler sonucu yoğun bir toz bulutunun atmosferde birikmesi, güneş ışınlarının uzun süre yeryüzüne ulaşmasını engellemiş ve iklimin ani soğumasına yol açmıştır. İklimdeki bu soğuma nedeniyle 65 myö *Dinosaurların* soyu tamamen ortadan kalkmıştır.

Bir meteroitin yerküreye çarpması ya da yoğun volkanik aktivitelerin geçmişte büyük kitlesel yok oluşlara sebep olduğu kuşkusuz olduğu gibi, bu tür olayların evrimsel süreçte canlılarda birçok değişimi **(sıçramalı evrim)** başlattığı da bir gerçektir. *Dinosaurların* yok oluşu, yeryüzündeki hayat öyküsünde en dramatik olaylardan bir tanesidir.

Bu dramatik olay, aynı zamanda memelilerin evriminde bir dönüm noktası olmuştur. *Dinozorların* yok oluşundan sonra boş kalan ekolojik sahalarda, memeliler çok daha kolay ve hızlı yayılma olanağına kavuşmuştur. Bir anlamda, biz insanların ortaya çıkışı da *dinozorların* yok oluşuna bağlı bir olgudur.

İki adet temporal açıklığı bulunan ***diapsidler***, çok çeşitli reptil grupları haline gelmişlerdir. Kertenkeleleri de kapsayan büyük diapsid soyu olan ***Lepidosauromorflar***, Jura devrinin sonuna doğru modern alttakımlara (subordo) farklılaşmış ve Kretasenin sonuna doğru da modern familyalara (familia) ayrılmışlardır. Kertenkelelerin bir grubu, yılanlara evrilmiştir. Yılanlar muhtemelen ilk kez Jura devrinde ortaya çıkmış fakat onların ilk fosil kayıtlarına ancak geç Kretasede rastlanılmıştır. Günümüzde reptiller dört ordonun üyeleri tarafından temsil edilmektedir. Bunlar *Testudinae* (kaplumbağalar), *Crocodylia* (timsahlar), *Lepidosauria* (kertenkeleler ve yılanlar), *Rhyncocephalia* (taraklılar; yani, tuataralar)'dır.

10.2.4. Kuşların Evrimi

Triasın sonu ve Jura devrinin başlangıcı arasında, yaklaşık 200 myö, *Tecodontların* soyundan gelen en az iki reptil grubu uçma yeteneği kazanmışlardır. Bu gruplardan biri *Pterosauruslar* olup bunlarda kanatlar vücudun ön ve arka bölgeleri arasına gerilmiş geniş bir deriden ibaretti. Uçma yeteneği kazanmış ikinci reptil grubu ise *Archosaurlar* olup bunların kısmen modifiye olmuş ön ekstremiteleri sürüngenlerin pullarıyla homolog olan **tüyler** tarafından kaplanmıştı. Bu ikinci grup giderek farklılaşmış ve reptillerden farklı bir sınıfın, yani **kuşların** meydana gelmesine olanak sağlamıştır.

Kuşların orijini konusunda çalışan hemen herkes, "kuşların günümüz dinozorları" olduğu görüşünde birleşmektedir. Günümüzde **Aves** sınıfına dahil edilen kuşlar, kısa bir süre öncesine kadar tüylerine göre tanımlanmakta idiler. Ancak son zamanlarda Çin'de keşfedilen çok sayıdaki olağan üstü fosillerden yola çıkan Xu ve arkadaşları (2003), dinozorlar ile kuşlar arsında ayrım yapmanın biraz da keyfi bir olay olduğunu ileri sürmektedirler.

Tüm zamanların meşhur kayıp halkalarından biri, bir çeşit ara form olarak dikkate alınabilecek en eski fosil kuş ***Archaeopteryx*** olup Almanya'da yaklaşık 150 milyon yıl önceki üst jura tabakaları arasında keşfedilmiştir. *Archaeopteryx* günümüz kuşlarının

iskeletlerinde görülen modifikasyonların yalnızca birkaç tanesine sahiptir ve uçma yeteneğindedir. Görünüş olarak uçma yeteneği gelişmemiş tüylü küçük bir dinozoru andırmaktadır. Çin'de bulunan fosiller vücutları küçük tüylerle kaplı tetrapod dinozorları (*Sinosaurpteryx*), ön ekstremiteleri ve kuyruğunda uzun ve geniş tüyleri bulunan dinozorları (*Caudopteryx*) ve hatta dört eksterimitesi üzerinde de uçma tüyleri bulunan olağan üstü dört kanatlı bir dinozoru (*Microraptor gui*) kapsamaktadır. *Archaeopteryx* ile diğer Aves sınıfı kuşların ayırıcı özelliği, daha uzun tüyler değil fakat onların karşılıklı gelebilen ayak parmaklarıdır. Günümüz kuşlarının içleri boş ekstremite (bacak ve kanat) kemikleri gibi bazı özellikleri, *Archaeopteryx*'ten uzun süre önce terapodlarda evrimleşmiştir; kuyruk omurlarının kaynaşması gibi diğer özellikleri ise daha sonraları *Confuciusornis*'de ortaya çıkmıştır. Çok daha sonraları ise gemi omurgası şeklinde bir göğüs kemiğinin gelişmesi, dişlerin kaybedilmesi ve yaşayan kuşların simgesi olan ön ekstremiteler üzerindeki pençelerin kaybedilmesi gibi yapısal değişimler meydana gelmiştir.

Özetle ifade edilecek olursa, içi boş hafif kemiklerin oluşması, pulların yerini tüylerin alması, uzun süreli uçuşlar sırasında kas kontraksiyonu için gerekli oksijeni sağlayan etkin akciğerlerin gelişmesi, uçmada avantaj sağlayan önemli **yapısal adaptasyonlar** olmuştur. Bütün bunların yanında, kuşların başarılı kara hayvanları haline gelmesinde onların endotermik olmalarının da büyük payı vardır.

Kuşlar yaklaşık olarak 65-60 myö yaygınlaşmaya ve çeşitlenmeye başlamışlardır. Günümüzde 9000 farklı kuş türü yaşamaktadır.

10.2.6. Memelilerin Evrimi

Memelilerin en eski amniontlardan köken almış olduğunun gösterilmesi, büyük bir taksonun evriminin en iyi şekilde belgelenmiş örneklerinden bir tanesidir. Memelilerin kıl ve meme bezleri gibi bazı yapıları fosilleşmemekle beraber, onların teşhiste kullanılan **kemik iskeletleri** çok iyi bir şekilde fosilleşmektedir. Reptillerde alt çenenin çeşitli kemiklerden yapılmış olmasına karşın, memelilerde alt çene tek bir kemikten, yani dentale (örtü) kemiğinden meydana gelmiştir. **Primer çene eklemi** diğer tetrapodlarda kuadratum ile artikulare kemikleri arasında oluşmuşken, memelilerde kuadratum ile artikulare kemiklerinin orta kulağa alınmış olması (bu durumda kuadratum =

örs ve artikulare = **çekiç** kemiği adını alır) nedeniyle, alt çeneyi oluşturan dentale kemiği ile squamosom (yan kafa kemiklerinden biri) birleşerek **ikinci bir çene eklemini** meydana getirmiştir. Sürüngen ve kuşların kolumella kemiği de memelilerde **üzengi kemiği** adıyla orta kulağa alınmış olup bu üç kemik sesin dış kulaktan iç kulağa iletilme fonksiyonunu üstlenmiştir. Birçok tetrapod grubunda dişlerin uniform olması, yani dişlerin hepsinin birbirlerine benzer ve tek çıkıntılı olmasına karşın, memelilerin dişleri kesici dişler, köpek dişleri, çok uçlu ön azı dişleri ve öğütücü arka azı dişleri şeklinde farklılaşma gösterir. Memelileri reptillerden ayıran diğer özellikler arasında kafatasının geniş olması, göz çukurunun gerisinde büyük bir yüzün yer alması ve soluk borusunu ağız boşluğundan ayıran **ikinci bir damağın** varlığı sayılabilir.

Karboniferde ilk amniontların ortaya çıkmasından kısa bir süre sonra, bu yeni grubun göz çukurunun arkasında bir açıklığın (temporal pencerenin) meydana gelmesi sonucu ***Synapsidler*** ortaya çıkmıştır..

Terapsida takımına ait Permiyen devri *Sinapsidleri*'nin büyük köpek dişlerine ve geri çekilmiş damak merkezine sahip olmaları, bu organizmalarda solunun yolunun ağız boşluğundan kısmen ayrılmış olduğunu gösterir. Memelilerde arka bacaklar, reptillere göre daha dik pozisyonda durmaktadır.

Permiyen'in sonlarından Jura devrinin sonlarına kadar yaşamış olan Sinodont *Terapsidleri* memelilere daha yakın özelliklere sahiptir. Bunlarda kafatasının arkası basık, dentale kemiği alt çenenin diğer kemiklerine göre kısmen genişlemiş ve yanak dişlerinin çeşitli çıkıntıları gelişmiştir.

Orta ve Geç Triasın gelişmiş Sinodontlarında, yanak dişleri sivri uçlu ve lineer dizilişlerinin yanında, iç taraflarında da sivri çıkıntılara sahipti. Bu dişlerin memelilerde farklı modifikasyolara uğramasıyla farklı çiğneme modelleri ortaya çıkmıştır. Dentale kemiği ile squamosom'un (yan kafa kemiklerinden biri) birleşerek **ikinci bir çene eklemini** meydana getirmiş olması, atasal durum ile memeli durumu arasındaki kritik geçişin önemli bir göstergesidir.

Geç Trias ile erken Jura devirlerinin ***Morganucodon***'ları tipik memeli dişlerine sahiptir. Hem zayıf bir artikular/quadratum eklemine ve hem de tamamen gelişmiş dental/squamoz memeli eklemine sahiptirler. Erken Jura devrine ait olan ve son zamanlarda bütün parçaları tamamlanan fosil hayvan ***Hadrocodium***, *Morganucodon*'lara kıyasla memelilere daha yakındır. *Hadrocodium*'da artikular ve

quadratum kemikleri çene ekleminden tamamen ayrılmış ve orta kulağa yerleşmiş, alt çene yalnızca dental kemikten ibaret kalmıştır. *Hadrocodium*'lar filogenetik olarak gerçek memelilerin kardeş grubu olup geç Juradan 45 milyon yıl sonra bulunmuşlardır.

Özetle ifade edilecek olursa, memelilerin duruşu, diş farklılaşması, çene kasları ile birlikte kafatasının değişimi, bazı kemiklerin ortakulak kemiklerine indirgenmesi gibi pek çok özelliği tedrici olarak evrimleşmiştir. Buradaki evrim farklı karakterlerin farklı hızlarda gelişmesi nedeniyle **mozaik evrim**dir. Memelilerde yeni evrimleşmiş kemik yoktur; onların bütün kemikleri, ana grup olan sürüngenlerin kemiklerinin modifiye olmasıyla meydana gelmiştir. Elbette ki, sürüngenlerin kemikleri amfibilerin, amfibilerin kemikleri de yuvarlak yüzgeçli balıkların kemiklerinin modifikasyonu ile oluşmuştur. Bazı büyük yapısal değişimler, beraberinde fonksiyonel değişimleri de getirmiştir. Bu durumun en göze çarpan örneği, artikulare ve kudratum kemikleri olup onlar diğer tüm tetrapodlarda çene eklemi olarak görev yaparken, memelilerde orta kulağa yerleşmiş ve sesin iletilmesini sağlayacak derecede değişmişlerdir. Memelilerin evriminin *Sinapsidlerden* başlaması ve 130 myö'sinden bu yana tedrici olarak devam etmesi nedeniyle, memelilerin tanımıyla ilgili bir sona erme noktası henüz yoktur; yani memelilerin gruplandırılması biraz keyfi olarak yapılmaktadır.

Bütün bu yapısal değişimlerden yanında, memelilerin evrimsel süreçte sahip oldukları başka adaptif özellikleri de vardır. *Memeliler* de *Terapsid* ataları gibi endoterm hayvanlardır ve besinlerden elde ettikleri enerjinin % 90'nını vücut ısılarını düzenlemek için kullanırlar. Derileri, en azından hayat döngülerinin bazı dönemlerinde ısı izolasyonunu sağlayan kıllarla örtülüdür. Ayrıca kalplerinin dört gözlü olması nedeniyle, oksijen bakımından zengin ve fakir olan kan birbirlerine karışmamaktadır.

Öte yanda, karın boşluğunu ikiye ayıran ve aşağı doğru hareketi havanın akciğerlere dolmasına yardım eden, bu sayede solunum kapasitesini artıran bir **diyaframları** gelişmiştir. Vücudun yerden daha yukarıda tutulmasını mümkün kılan ve böylece onlara daha fazla hareketlilik sağlayan ventral olarak yer almış bacakları bulunmaktadır.

Döllenme ana hayvanın vücudu içerisinde olur; **monotremler** hariç hiçbir memeli yumurta bırakmaz. Canlı olarak doğurulan yavru, annenin süt bezlerinden salgılanan süt ile beslenir.

Memeliler maksimum çeşitliliğe yaklaşık 15 myö Tersiyer devrinde ulaşmışlardır; bu nedenle Tersiyer ve Kuaterner devirlerine **memeliler çağı** da denilmektedir. Bu dönem ikliminde soğuk ve buzullaşma olayları çok fazladır. Memelilerin günümüzde **Monotremler** (*Ornitorhyncus ve Echidna* gibi yumurtlayan memeliler), **Marsupilia** (Kangurular gibi keseli memeliler) ve **Plasentalılar** olmak üzere üç grubu bulunmaktadır.

Özellikle Plasentalı memeliler olağan üstü bir çeşitlenme gösterir. Uçma yeteneği kazanmış olan memelilerden **yarasalar,** bu özellikleri açısından böcekler ve kuşlar ile benzerlik gösterir. Memelilerin diğer bir grubu olan balinalar ve yunuslar, milyonlarca yıl önce atalarının geldiği akuatik ortama geri dönmüşlerdir. Plasentalı memelilerin özel bir grubu ise, insanı da kapsayan ***Primatlar***'dır.

10.2.7. Memeli Deniz Hayvanlarının Evrimi

Balinalar ve **Yunuslar** *Cetacea* takımına ait hayvanlar olup karasal atalarından evrimleşmişlerdir. Moleküler filogenetik analizler, onların yaşayan en yakın akrabalarının *Hipopotamlar* (su aygırları) olduğunu ortaya koymuştur. Temel memelilerle kıyaslandığında, yaşayan bu deniz memelilerinin çok büyük ölçüde modifiye oldukları ve böylece akuatik yaşama adapte oldukları anlaşılmaktadır. Deniz memelilerinin hepsi, içerisine kulağın yerleştiği **timpanal kemiğe** sahiptirler; burun açıklığı kafatası kemiğinin tepesinden oldukça geridedir. Sabit olan dirsek, bilek ve parmak eklemlerinin hepsi kürek benzeri yüzme bacağının içerisine hapsedilmiş durumdadır. Kalıntı şeklindeki pelvis bazen arka bacak kalıntısı ile birlikte vertebral sütundan ayrılmıştır, yani onunla bağlantısı kalmamıştır. Dişli balinaların alt çenelerindeki büyük bir açıklık içerisinde bulunan yumuşak yastık benzeri yapı, sesin iletilmesinin gerçekleştirilmesini sağlamaktadır.

Cetacea'nın evrimi 50 myö'sinden 35 myö'sine kadar sürmüştür. Son zamanlarda, pek çoğu Pakistan'da olmak üzere çeşitli fosiller bulunmuş; fosillerden Protoceditler'e dâhil ***Rodhcetus***'ta sakral vertebraların (kuyruk omurları) kaynaşarak azaldığı, diş şeklinin daha basit, burun açıklığının uzun burnun tepe noktasından oldukça uzakta yer aldığı görülmüştür. Bu fosil hayvanlar bir **artiodaktil** (ayak bileği) **kemiğine** ve ayak parmaklarının uçlarında küçük toynaklara sahiptiler; fakat pelvis ile bazılarının arka ekstremiteleri, kendi ağırlıklarını taşıyamayacak kadar küçüktür.

Su hayatına tam adaptasyon, yaklaşık 35 myö Eosende, daha basit dişlere, basit burun delikleri çok daha geride yer alan, ön ekstremiteleri yüzmeye çok daha uygun ve palet şeklini almış olan ***Basiliosauridler'***de gerçekleşmiştir. Bu hayvanlarda pelvis ve arka eksterimitelerin hiçbir fonksiyonu kalmamış olup küçük pelvisin omurga ile bağlantısı yoktur ve arka ekstremiteler vücuttan çok az dışarıda yer almaktadır.

11. BÖLÜM

PRİMATLARIN EVRİMİ

Memeli hayvanlar sınıfının takımlarından biri olan primatlar **lemurları, tarsiyerleri** (cadı makileri), **maymunları ve apeleri** kapsar. Ayrıca, **insanlar** da primat ordosu içerisinde değerlendirilir.

11. 1. PRİMATLARIN GENEL ÖZELLİKLERİ

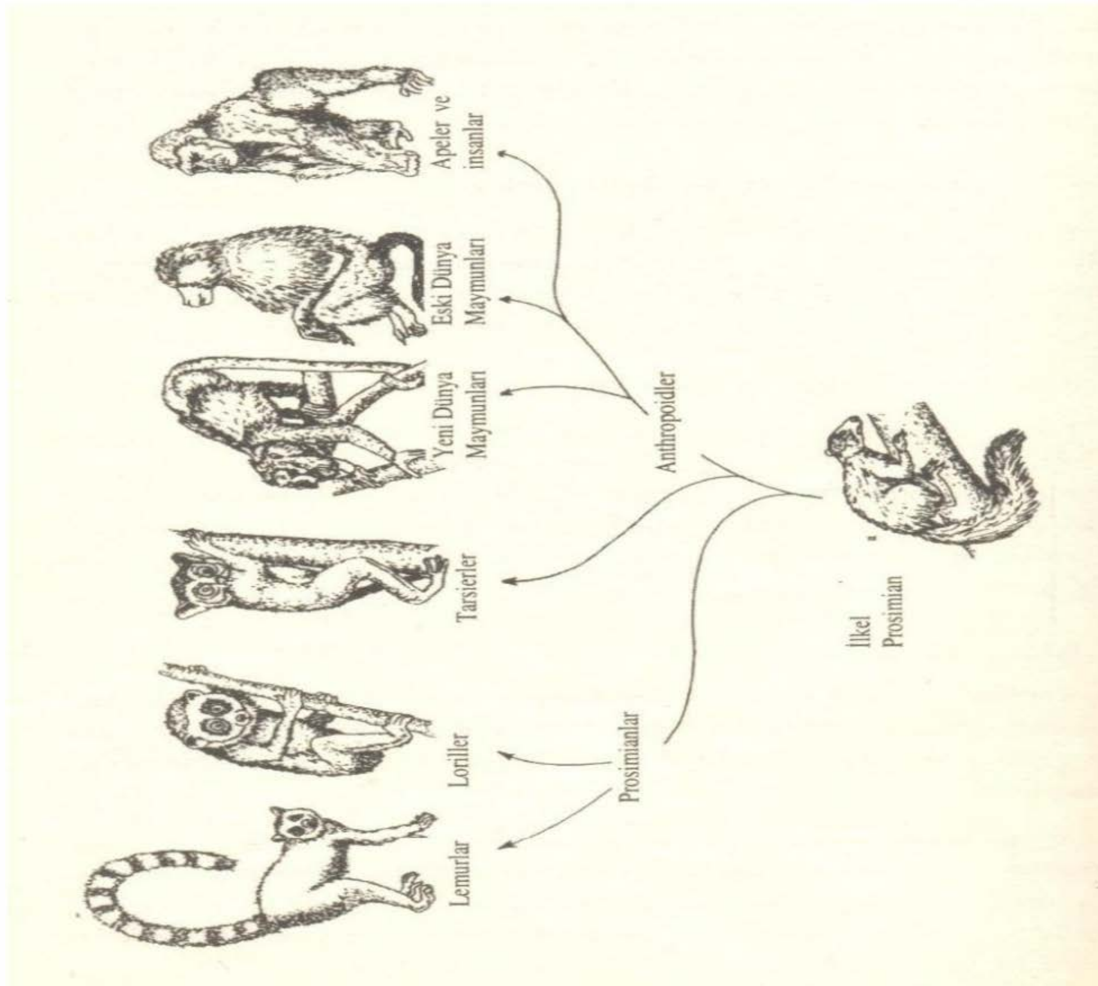
Evrimsel süreçte, primatlar, kendilerini diğer memelilerden ayıran spesifik bazı adaptasyonel özellikler kazanmışlardır. El ve ayak parmaklarının beşer adet ve **kavrayıcı yapıda** olması, parmak uçlarındaki **tırnakların yassılaşmaya** doğru modifikasyonu, parmaklarında **duyarlı dokunma yastıklarının bulunması, binoküler görmenin** gelişmiş olması, ağız ve burun bölgesinin kısalması ve beynin diğer memelilere göre daha gelişkin olması bu tür adaptasyonel özelliklerden bazılarıdır.

Bu adaptasyonlardan, özellikle el, ayak ve parmakların yapısıyla ilgili olanlar, primatlara ağaç dallarına tutunma, dallar hatta ağaçlar arasında sıçrama, besinleri alma ve alet kullanma bakımından büyük avantajlar sağlamıştır. Öte yandan, diğer memelilerden farklı olarak, gözlerinin ikisinin de yüzün ön kısmında yer alması ve her iki gözde oluşan görüntünün üst üste çakışması sonucu ortaya çıkan **binoküler görme**, ağaçlar üzerinde yaşamanın gerektirdiği **el-göz koordinasyonunu** sağladığı gibi, beynin mesafeyi algılamasını da

mümkün kılmaktadır. Bu da **arboreal** (ağaçlar üzerinde) **yaşam** açısından diğer bir önemli avantajdır.

11. 2. PRİMATLARIN EVRİMİ

Günümüzde halen yaşamakta olan primatların üç temel grubu bulunmaktadır. Bunlardan birincisi Madagaskar lemurları ile lorileri kapsayan **Prosimianlar**, ikincisi Güneydoğu Asya'da yaşayan **Tarsiyerler** ve üçüncüsü de maymunlar ile apeler'i içeren **Anthropoidler**'dir. Primatların evimsel öyküsü, yaklaşık 55 milyon yıl önce Senozoik'in başlarında ağaçlar üzerinde yaşayan küçük bir **inzektivor** (böcekçil) hayvan grubu ile başlamıştır (Şekil 11 - 1).



Şekil 11-1: Yaşayan primat grupları arasındaki filogenetik ilişkiler (Balıçeci'ye göre Gould ve Keton 1996'dan).

11.2.1. Prosimianlar (İlkel Primatlar)

Pimatların köken aldığı prosimianlar, sincap benzeri hayvanlar olup 38 milyon yıl öncesine kadar Kuzey Amerika'da, Avrupada, Asya'da ve Afrika'da yaygın olarak bulunmaktaydı. Günümüzde ise bazı temsilcileri Avustralya, Madagaskar ve tropik Afrika'da yaşamaktadır. En iyi bilinen iki örneği, **Madagaskar lemurları** ile **loriller**'dir. Bu hayvanların sık kıl örtüsüyle kaplı uzun kuyrukları vardır. Daha çok ilk arboreal (ağaçlar üzerinde) yaşayan primatlara benzemektedirler. Genellikle geceleri avlanan (**nokturnal**) gündüzleri ise dinlenen hayvanlardır. Yüksek primatlara pek fazla benzememekle beraber, başparmakları kavrayıcı özellikte olup tırnakları da yassılaşmıştır.

11.2.2. Tarsiyerler (Cadı makileri)

Küçük bir primat grubu olan **Tarsiyerler**, Güneydoğu Asya'da yaşamaktadır. Daha kısa bir yüze ve ileri doğru çıkık buruna sahip olmaları nedeniyle, Tarsiyerler, prosimianlardan ziyade maymunlara daha yakın bir gruptur. Ayrıca, gözleri daha büyük ve ileri doğru yönelmiş durumdadır. Arka ekstremitelerinin uzun olması, sıçramaya olanak veren önemli bir adaptasyondur. Uzun kuyrukları, ucu hariç kıllarla kaplı değildir.

11.2.3. Anthropoidler (Gelişmiş Primatlar)

Bilinen en eski **Anthropoid** fosilleri, ilk kez Çin'de 45 milyon yıl öncesine ait Orta Eosen tabakaları (tortulları) içerisinde keşfedilmiştir; bu durum tarsiyerlerin lemur grubundan ziyade anthropoid grubuna daha yakın akraba olduğunun diğer bir kanıtıdır. İlk üyeleri, Oligosen'e kadar prosimianlardan evrimleşmiştir. Anthropoidlerin iki büyük grubu bulunmaktadır; bunlar **Maymunlar** ve **Hominoidler**'dir.

11.2.3.1. Maymunlar

Yaklaşık 30–25 milyon yıl önce, bazı primatların yaşam tarzında önemli değişiklikler meydana gelmiş ve **diurnal** (gündüz aktif) duruma geçmişlerdir. Gündüzleri aktif olan bu primat grubu **maymunlar** olarak isimlendirilmektedir. Diurnal duruma geçme geniş kapsamlı değişimlerin ortaya çıkmasıyla sonuçlanmıştır. Örneğin, gündüz avlanmada gözlerin önem kazanmasıyla, evrim **renkli**

görmeyi sağlayan retinadaki ilk konilerin meydana gelmesi dâhil, göz dizaynında çok sayıda yeni gelişmeden yana işlemiştir. Ayrıca, beyin hacminin genişlemesi, maymunlarda **duyusal gelişmenin** kazanılmasında önemli bir rol oynamıştır. Buna bağlı olarak maymunlar, karmaşık sosyal ilişkileri olan gruplar halinde yaşama ve yavru bakımı gibi nitelikler kazanmışlardır.

İlk maymunlar, büyük bir olasılıkla Eski Dünyada (Afrika ve Asya'da) evrimleşmişlerdir. Fosil kayıtları maymunların Yeni Dünyada (Güney Amerika'da) ise Oligosende ortaya çıktıklarını göstermektedir. Oligosene kadar, Güney Amerika ile Afrika Plakaları birbirlerinden oldukça uzaklaşmışlardı. Dolayısıyla maymunlar Afrika'dan Güney Amerika'ya sallar ya da diğer enkazlarla ulaşmış olmalıdırlar. Eski ve Yeni Dünya maymunları, birbirlerinden uzak kaldıkları milyonlarca yıl boyunca farklı **adaptif etkenlere** maruz kalmış ve giderek birbirlerinden daha farklı özellikler kazanmışlardır. Örneğin, **Örümcek maymunları, Çığırtkan maymunlar** ve **Kapuçinler** gibi Yeni Dünya maymunları; sarılıcı ve kavrayıcı kuyruğa, geniş bir perde ile ayrılmış ve bu nedenle yanlara doğru genişlemiş burun deliklerine sahip olmuşlardır. Sarılıcı kuyruğun özellikle ağaç dallarına sarılma ve tutunmada üçüncü bir el gibi işlev görebilmesi nedeniyle, bunların tamamı arboreal yaşam şekline adapte olmuşlardır. Ayrıca, arboreal yaşam onların böcekler yerine, meyve ve yapraklarla beslenmelerine de yol açmıştır. **Makaklar**, **Babunlar** ve **Rhesuslar** gibi Eski Dünya maymunlarının sarılıcı kuyrukları olmadığı gibi, burun açıklıkları da aşağıya doğru yönelmiş durumdadır. Eski Dünya maymunlarının diğer örnekleri Batı Afrika'da sürüler halinde yaşayan **Mandriller** ve Hindistan'ın kutsal **Hanuman maymunları**'dır.

11.2.3.2. Hominoidler

Antropoidlerin ikinci grubu, yani hominoidler, **Apeler** olarak isimlendirilen primatlarlardan ibarettir. Hominoidler *Hylobates*'ler (**gibbonlar**), *Pongo* (**orangutanlar**), *Gorilla* (**goriller**), *Pan* (**şempanze** ve **bonobolar**) ile *Homo* (**insan**) cinslerini içerir. Hominoidler, yaklaşık olarak 25-20 milyon yıl önce Eski Dünya maymunlarından evrimleşmişlerdir. Bu gün, insan olmayan hominoidler, Eski Dünyanın tropik bölgelerinde yaygın olarak bulunmaktadır. Gibbonlar hariç, yaşayan hominoidler maymunlardan daha büyüktür. Apeler, insan hariç, diğer memelilerin davranışlarından daha adaptasyonel davranışlara sahiptirler ve maymunlara göre daha

büyük bir beyne sahiptirler. Yaşayan bütün hominoidler, nispeten uzun kollara ve kısa bacaklara sahip olup kuyrukları yoktur. İnsan olmayan hominoidlerin tamamı zamanlarını ağaçlar üzerinde geçirmekteyseler de, esas arborealler yalnızca gibbonlar ve orangutanlardır. Hominoid genusları arasında farklı organizasyon düzeyleri görülür. **En sosyal olanları,** Goriller ve şempanzelerdir. Hominoidler, vücut büyüklüğü ile kıyaslandığında, diğer primatlara göre daha büyük bir beyne sahiptir ve davranışları daha esnektir.

Bir zamanlar yaygın olarak bulunan apeler, günümüzde çok daha az sayıda ve Afrika ile Asya'nın bazı sınırlı alanlarında yaşamaktadır.

Gibbonlar, yalnızca güneydoğu Asya'da bulunurlar. Çok uzun kolları ve parmakları, ağaç dalları üzerinde tutunmalarını kolaylaştırdığı gibi, ağaç dalları ve ağaçlar arasında bir nevi akrobatik hareketler yapmalarına olanak veren önemli yapısal adaptasyondur. Ayağa kalktıkları durumda, boyları yaklaşık 1 metreye ulaşmaktadır.

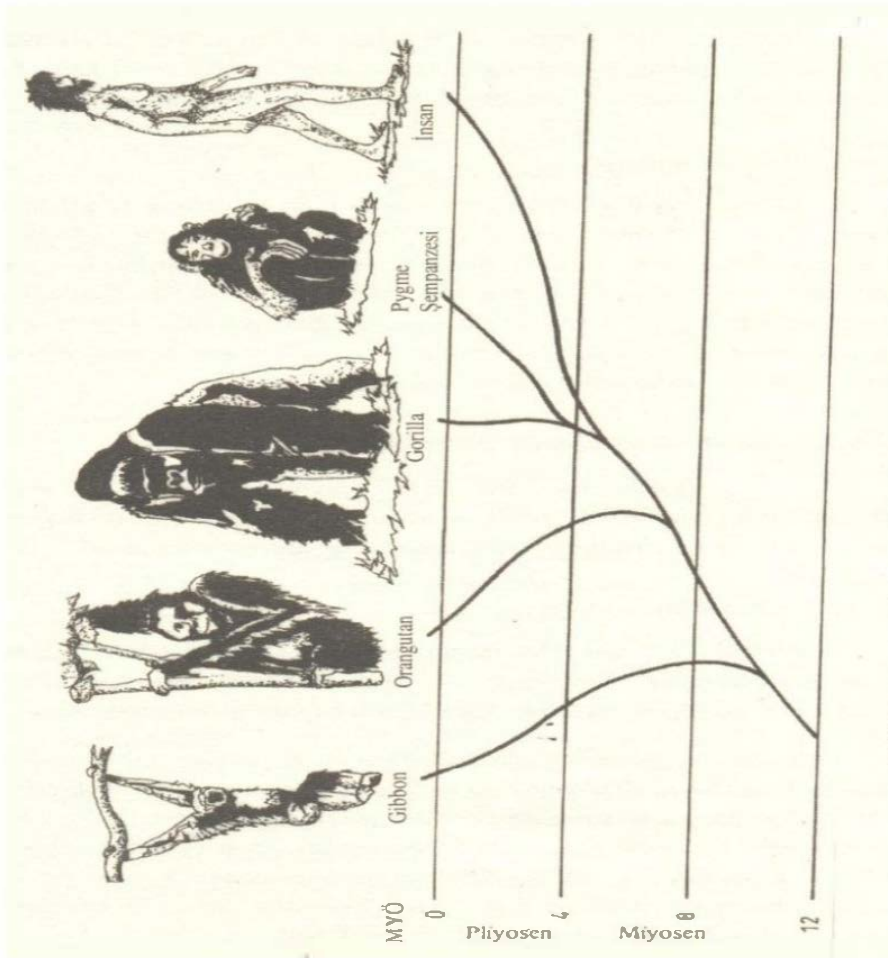
Orangutanlar, yaşayan tek türü *Pongo pygmaeus* olan bu hayvanlar, ürkek ve tek başlarına yaşayan apelerdir. Yaşantılarını Sumatra ve Borneo'nun yağmur ormanlarında sürdürmektedirler. Ayaklarının kavrayıcı özellikte olması ve başparmaklarının diğer parmaklarının tümü ile karşı karşıya gelebilmesi, zamanlarının büyük bir kısmını ağaçlar üzeride geçirmelerini sağlayan önemli yapısal adaptasyonlardır. Erkekleri 75 kg. kadar olan bu hayvanların hareketleri gibbonlardan daha yavaştır.

Goriller, apelerin en iri olanlarıdır. Yaşayan tek türü *Gorilla gorilla olan* bu hayvanlar, yaklaşık 200 kg. ağırlığında olup ayakta iken boyları 2 metreye ulaşmaktadır. Kolları daha kısa olup çoğunlukla yerde yaşarlar ve **herbivordurlar**. Yalnızca Afrika'da yaşar ve gruplar halinde dolaşırlar.

Şempanzeler, günümüzde halen yaşamlarını sürdüren *Pan troglotides* ve *Pan paniscus* (Pigme şempanzesi) diye iki ayrı türü bulunmaktadır. Bu türlerin her ikisi de tropik Afrika'da yaşamaktadır. Kolları orangutanın kollarından daha kısadır. Zamanlarının çoğunu ağaçlar üzerinde beslenmek ve uyumakla harcamakla beraber, orangutanlara oranla yere daha sık olarak inerler. Yere indiklerinde, zaman zaman **Bipedal yürümeyi** de tercih ederler. Şempanzeler oldukça zeki hayvanlar olup bir işi yapınayı öğrenebilen, işaret dili ve sembollerle amacını mütevazı bir şekilde olsa da anlatabilen (**iletişim kuran**) ve **duygularını ifade edebilen** sosyal hayvanlardır. Bu tür özellikleriyle insana en yakın ape olarak kabul edilir.

Bonobolar, şempanzelerin yakın akrabalarıdır fakat onlardan daha küçüktürler. Bu gün yalnızca Afrika Kongosu'nda yaşamaktadırlar.

Apelerin DNA'larının incelenmesi, onların evrimi hakkında önemli ipuçları vermiştir. DNA analizleri gibonları oluşturan hattın, diğer apelerden yaklaşık **10 myö**, orangutanların ise ikinci hattan **8 myö**, insan hattının goril–şempanze ortak hattından **5 myö** ayrıldığı ortaya koymuştur Şekil 11–2). Şempanze hattının hominid hattından ayrılması ise 5 myö'den daha yakın bir zamanda gerçekleşmiştir. Aslında, şempanze ve insan DNA'larının, nükleotid dizilişi bakımından farkı %3'den daha azdır. Ayrıca şempanze ve insan genlerinin %99'u ortaktır; yani, onların genom farklılığı ancak %1 dolayındadır ki, bu şempanze ve insan farklılaşmasının henüz tamamlanmamış olduğu şeklinde yorumlanmaktadır. (Konuya ilişkin DNA analizleri ve sonuçları hakkında ayrıntılı bilgi bu kitabın 6. Bölümünde verilmiştir.)



Şekil 11 – 2: Hominoid dendrogramı (Bahçeci'ye göre Raven and Johnson, 1995'ten)

11.2.3.2.3. İnsanlar Büyük Beyinli Hominoidlerdir

Biraz yukarıda, Apeler başlığı altında, söz konusu edilen genomik farklılıklar -ve bunlara ait genler tarafından kontrol edilen fenotipik özellikler - insanı yaşayan diğer hominoidlerden ayırt eden çok önemli **moleküler bulgulardır**. Bu bulgulardan başka, insanları diğer hominoidlerden ayırt eden pek çok özellik daha bulunmaktadır. Bunlardan belirgin olanları onların dik olarak ayakta durmaları ve iki ayak üzerinde (**bipedal**) yürümeleridir. Diğer hominoidlere kıyasla insanların beyni daha büyüktür, **konuşabilme** ve **sembolik düşünme** yeteneğine, hatta kompleks **aletleri yapma** ve **kullanma becerisine** sahiptirler. Ayrıca, insanların sindirim kanalı kısalmış, çene kemikleri ve çene kasları da azalmıştır. Fakat bu yeni özelliklerin pek çoğu, kendi türümüz daha ortaya çıkmadan çok uzun süre önce, ilk kez bizim atalarımızda görülmüştür. Aşağıda, bu tür özelliklerin atalarımızda nasıl ortaya çıktığı ele alınacaktır.

11.2.3.2.3.1. En Eski Hominidler

İnsanın kökenini araştıran bilim dalı **Paleoantropoloji** olarak bilinir. Paleoantropologlar yaptıkları kazı çalışmaları sonucu, şempanzelerden ziyade, insana daha yakın akraba olan ve hepsinin nesli ortadan kalkmış yaklaşık 20 fosil türü keşfetmişlerdir. Nesli tükenmiş bu türlerin hepsi **hominidler** olarak bilinmektedir. 1994 yılından sonra, 4 milyon yıllık dört adet fosil hominid türü daha keşfedilmiştir. Bu hominid fosillerinin en yaşlı olanı, 2002 yılında bulunan ve günümüzden 7-6 milyon yıl öncesine tarihlenen ***Sahelanthropus tchadensis***'tir. *Sahelanthropus* ve diğer ilkel hominidler, köpek dişlerinin küçülmüş ve yüz kısımlarının nispeten yassılaşmış olması gibi bazı özellikleriyle insanlara benzerlik gösterirler. Onlar, ayrıca, diğer hominoidlere göre daha dik pozisyonda durduklarını ve bipedal olduklarını gösteren bazı yapısal ipucu karakterlerine de sahiptirler. Bu ipuçlarından biri **foramen magnuma** (kafatasının altındaki büyük delik) sahip olmalarıdır ki, bu onlarda **spinal kord**'un (omuriliğin) varlığını işaret eder. Şempanzelerde foramen magnum, **sukul** (kafatası)'un nispeten arka gerisinde yer alırken, ilkel hominidlerde (ve insanda) bu yapı kafatasının altında yer almaktadır. Evrimsel süreçte kazanılmış bu özellik, kafamızın doğrudan doğruya vücudumuz üzerinde durmasına olanak verir. Diğer bir ipucu karakteri ise, 4,5 - 4 myö yaşamış olan ve ***Australopithecus anamensis*** olarak isimlendirilen

fosil hominidin bacak kemikleri yapısının ilkel hominidlerin giderek bipedal özellik kazandıklarını göstermesidir.

İnsanları yaşayan diğer hominoidlerden ayıran özellikler anlamlı uygunluk içerisinde evrimleşmemiştir. İlkel hominidler bipedal olduklarının izlerini gösterirken, beyinleri *Homo sapiens* (modern insan)'in beynin hacmine (ortalama olarak 1300 cm^3) göre oldukça küçük (400 - 450 cm^3) tür. En ilkel/eski hominidlerden biri olan ve günümüzden 4,5 milyon yıl önce yaşamış ***Ardipithecus ramidus***'un yaklaşık 40 kg. ağırlığında küçük bir canlı olduğu hesaplanmış, nispeten büyük dişlere ve yüzün daha yukarı kısmına doğru yönelmiş daha düşük çeneye sahip olduğu anlaşılmıştır. Burada olduğu gibi, farklı özelliklerde farklı hızlarla devam eden evrim, **mozaik evrim** olarak ifade edilmektedir.

İlkel hominidler incelenirken bazı kavramsal yanılgılara düşmemek için gerçekten çok dikkatli olmak gerekmektedir. Bu yanılgılardan biri, onları şempanze olarak dikkate almaktır. Şempanzeler hominoid evriminin farklı bir hattını temsil etmekte olup insanla ortak bir atadan evrimleşmiştir. Diğer bir kavram yanılgısı, insanın atasal bir hominoidden direkt olarak *Homo sapiens*'e evrimleştiğinin sanılmasıdır. Zaman zaman, çeşitli hominid türleri bir arada bulunmuşlar fakat bunların hepsi değil, yalnızca bir hat/soy *Homo sapiens*'in ortaya çıkmasına sebep olmuş, diğerlerinin soyu tükenmiştir. Hominidlerin farklı soyları, gelişen özelliklerin farklı kombinasyonlarını kazanmış ve bu arada çeşitli ilkel karakterlerini de muhafaza etmişlerdir.

11.2.3.2.3.2. Australopitler

Fosil kayıtları, günümüzden 4-2 myö'ki dönemde hominid çeşitlenmesinde dramatik bir artışın olduğunu göstermektedir. Bu dönemde meydana gelen pek çok hominid toplu olarak **Australopitler** diye isimlendirilmektedir. Australopitlerin filogenezisi pek çok noktada çözüm beklemekle beraber, grup olarak onların hepsi **parafiletik**'tir. Daha önce söz konusu edilmiş olan *Australopithecus anamensis*, Australopitler ile ***Ardipithecus ramidus*** gibi daha eski hominidler arasında yer alır; daha açık bir değişle onların arasında bağlantı oluşturur.

Australopitlerin adı, 1924 yılında Güney Afrika'da keşfedilmiş ve ***Australopithecus africanus*** (Güney Afrika Apesi) adı verilmiş fosil türden gelmektedir. *Australopithecus africanus*, 3-2,4 myö yaşamıştır.

Çok sayıda fosilinin keşfedilmesiyle, *A. africanus*'un tamamen dik yürüdüğü (bipedal), ayrıca insanınkine benzer el ve dişlere sahip olduğu anlaşılmıştır. Ancak onun beyin hacmi, insan beyninin ancak 1/3'ü büyüklüğündedir. Bu çeşit özellikleri nedeniyle, bazı araştırmacılar tarafından doğrudan doğruya insanların direkt atası olduğu ileri sürülmüşse de, *A. africanus* insan değil, insanlaşma yolunda fosil bir türdür.

Bazı paleoantropologlar, 1974 yılında Etiyopya'nın Afar Bölgesinde iskeletinin %40'ı tamam olan 3,24 milyon yıllık bir *Australopithecus* fosilini keşfettiler. **"Lucy"** adı verilen bu fosil yaklaşık 1m. boyunda olup ***Australopithecus afarensis*** olarak tanımlanmıştır. Pelvis ve bacak kemiklerinin yapısı onun dik olarak ve iki ayağı üzerinde yürüdüğünü göstermekte, dişleri büyük ölçüde insanın dişlerine benzemekle beraber, kafasının şekli ve büyüklüğü (400 cm^3) daha çok bir şempanzenin kafasına benzemekteydi. Lucy ve benzeri fosiller, *Australopithecus africanus*'tan oldukça farklı oldukları için ayrı bir tür olarak isimlendirilmişlerdir. Ayrıca, kafası uzun bir alt çeneye sahipti. Kollarının vücut büyüklüğüne göre uzun olması, onun arboreal yaşam tarzına adapte olduğunu da göstermektedir.

Australopitlerin diğer bir soyu da **"robust"** australopitlerinden ibarettir. ***Paranthropus boisei*** gibi türleri de içeren bu hominidlerin kafaları güçlü çeneleri ve büyük dişleri taşımaktaydı; bu yapılar, besinlerini güçlü bir şekilde çiğneme ve öğütme açısından kazanılmış önemli yapısal adaptasyonlardır. Robust austalopitleri, daha yumuşak besinlerle beslenme tarzına adapte olmuş ağız parçalarına sahip olan *A. africanus* ve *A.* afarensis'ten farklıdırlar.

Hominidlerin evrimsel süreçte kazanmış oldukları çok sayıda yeni özellikten en önemli iki tanesi **bipedalizm** ve **alet kullanıma** becerisidir.

Bipedalizm

Anthropoid atalaramız, yaşamlarını 35-30 milyon yıl öncesine kadar hala ağaçlar üzerinde sürdürmekteydiler. Ancak, yaklaşık 10 milyon yıl öncesine kadar Hindistan Plakasının Asya levhasına çarpmasıyla Himalaya dağ sırası yükselmiş; sonuçta dünyanın ikliminde önemli değişimler olmuş, açıkçası daha kurak bir iklim hüküm sürmeye başlamıştır. İklimin daha kurak hale gelmesiyle, Afrika ve Asya'daki ormanlar bugünkü sınırlarının çok daha gerilerine çekilmiş ve buna bağlı olarak **savana habitatlarının** (geniş çayırlık sahaların) alanları

genişlerken orman ağaçlarının kapladığı alanlar daralmıştır. Uzun yıllardır yaptıkları araştırmalar sonucunda paleoantropologlar savana habitatlarının genişlemesi ile **bipedal** (iki arka ayağı üzerinde yürüyen) **hominoidlerin** ortaya çıkışı arasında güçlü bir bağlantının bulunduğunu göstermişlerdir. Bir hipoteze göre, ağaçlar üzerinde yaşayan hominidler gölgelikler içerisinde daha kısa mesafelerde hareket etmeye maruz kalmışlar, açık alanlarda yaşayanlarda ise doğal seleksiyon daha etkili hareket etmeye olanak veren adaptasyonlardan yana işlemiştir.

Bu hipotezin bazı esasları hala geçerliliğini sürdürmekle beraber, günümüzde ortaya çıkan tablo biraz daha karmaşıktır. İlkel hominidlerin yakın zamanlarda keşfedilen fosilleri bipedalizmin bazı belirtilerini taşımakla birlikte, bu hominidlerin hiçbiri savanada yaşamamıştır. Ancak onlar, ormanlık sahalardan açık alanlara kadar uzanan çeşitli habitatlarda yaşmışlardı. Bundan başka, bipedalizmin ortaya çıkışına öncülük eden selektif baskı olmasaydı, hominidler linear durumda daha fazla bipedal olamazlardı. Australopitlerin çeşitli hareket tarzlarına sahip oldukları görülmekte ve bazılarının zamanlarının büyük çoğunluğunu yerde geçirdikleri anlaşılmaktadır. Hominidler, yaklaşık 1,9 myö. iki bacak üzerinde uzun mesafelerde yürümeye başlamışlardır. Bunlar daha kurak ortamlarda yaşamaktaydı ve bu yerlerde bipedal yürümenin dört bacak üzerinde yürümeye göre daha az enerjiye gereksinim göstermesi nedeniyle avantajlıydılar.

Alet Kullanımı

Kompleks aletlerin yapımı ve kullanılması, insanların kazandığı davranışsal karakterden biridir. Hominid evriminde alet kullanmanın ilk kez ortaya çıkışının belirlemek, günümüz paleoantropologlarının en önemli uğraşları arasında yer almaktadır. Bazı hominoidler, hayret uyandıracak şekilde sofistike (karmaşık) alet kullanma yeteneğine sahiplerdir. Örneğin orangutanlar, severek yedikleri böcekleri yuvalarından çıkarmak için ağaç dallarını budayarak kendilerine basit bir alet yapabilmektedir. Şempanzeler, besinlerini ezerek ya da kırarak açmak için taşları kullanmayı ve dikenler üzerinde yürüyebilmek için ayaklarına ağaç yapraklarını sarmayı öğrenmişlerdir. İlkel hominidlerin basit aletleri kullanmakta oldukça yetenekli oldukları güçlü bir olasılıktır, fakat henüz yaprakları ayakkabı olarak kullandıklarını gösteren herhangi bulguya ulaşılmış değildir.

Etiyopya'da keşfedilen ve üzerlerinde çeşitli kesikler bulunan 2,5 milyon yıllık hayvan kemikleri, hominidlerin alet kullandıklarını gösteren en eski kanıt olarak kabul edilmektedir. Bu kemikler üzerindeki kesikler, hominidlerin taşlardan yaptıkları aletleri kullanarak hayvan kemiklerinden etleri keserek ayırdıkları şeklinde yorumlanmaktadır. İlginç olan durum, söz konusu kemiklerin yakınında bulunan homiminid fosillerinin küçük beyinli olmalarıdır. *Australopithecus garhi* olarak isimlendirilen bu hominidler, gerçekten kemikler üzerindeki kesikleri taştan aletleriyle oluşturan kişilerse, bu durum, taştan yapılmış aletleri kullanmanın büyük beyinli hominidlerin evriminden önce başlamış olduğunu gösterir.

11.2.3.2.3.3. İlk Homo

Paleoantropologların kendi genusumuza (cinsimize) dahil ettikleri en eski fosiller, ***Homo habilis*** türünün fosilleridir. Yaşları, günümüzden 2,4 - 1,6 milyon yıl öncesine tarihlenen bu fosiller bazı hominid karakterlerini göstermekle beraber, Austalopitlere göre daha kısa bir çeneye ve daha büyük bir beyin hacmine (yaklaşık 600–750 cm^3) sahiptirler. Adı **eli işe yatkın** anlamına gelen *Homo habilis* türüne ait bazı iskeletlerin yanında keskin taş aletler de bulunmuştur.

Yaşları 1,9 ile 1,5 milyon yılları arasına tarihlenen fosiller, hominid evriminde yeni bir safhayı temsil etmektedirler. Pek çok paleoantropolog, bu devre ait fosilleri ayrı bir tür, yani ***Homo ergaster*** olarak kabul etmiştir. *Homo ergaster*, esasında *Homo habilis*'e göre daha büyük bir beyne (900 cm^3ün üzerinde) sahip olduğu gibi, uzun mesafe yürüyüşüne iyi adapte olmuş kalçaya eklemle bağlı ince uzun bacaklara da sahiptir. Parmaklarının nispeten kısa ve yassılaşmış olması, daha önceki hominidler gibi ağaçlara tırmandıklarını göstermektedir. *Homo ergaster* fosilleri, önceki hominidlere göre daha kurak ortamlarda ve daha sofistike taş aletlerle birlikte bulunmuştur. *Homo ergaster* fosillerinin daha küçük dişlere sahip olması, ya Australopitlerden farklı besinlerle (daha çok et, daha az bitkisel) ya da yemeden önce besinlerini bazı ön işlemlerden geçirdiklerini (muhtemelen pişirdiklerini veya lapa haline getirdiklerini) göstermektedir.

Homo ergaster'in erkek ve dişilerinin birbirlerinden farklı büyüklükte, olması önemli bir değişimi işaret eder. Primatlarda, erkek ve dişi bireylerin vücut büyüklüklerinin farklı olması**, eşeysel dimorfizmin** önemli bir elemanıdır. Ortalama olarak, erkek orangutan ve goriller kendi türünün dişilerinin 2 (iki), erkek şempanze ve bonobolar kendi

türünün dişilerinin 1,35 ve *Australopithecus afarensis* erkekleri de kendi türünün dişilerinin 1,5 katı büyüklüğündedir. Fakat ilk *Homo* cinsinde eşeysel dimorfizm önemli derecede azalmış ve bu azalma eğilimi, bizzat kendi türümüz boyunca devam etmiştir. Şöyle ki, günümüz insanında vücut büyüklüğü bakımından erkekler ile bayanlar arasındaki oran yalnızca 1,2 kadardır.

Eşeysel dimorfizmin azalmış olması, nesli tükenmiş hominidlerin sosyal ilişkileri hakkında bazı ipuçlarını vermektedir. Örneğin, önceki hominidlere göre, *Homo ergaster*'in erkek ve dişi bireyleri birbirlerine, daha çok bağlıdır. Erkek ve dişinin birbirlerine bağlılık göstermesi gibi bir değişim, yavruların uzun süre her iki ebeveynin koruması altında büyütülmesine yol açmış olabilir. İnsanlarda bebekler, beslenme ve protein açısından, şempanze ve diğer hominidlerin bebeklerine kıyasla, çok daha uzun süre kendi ebeveynlerine bağımlı kalmaktadır.

Günümüzde, *Homo egaster* olarak tanımlanan türün fosilleri, orijinal olarak ***Homo erectus*** olarak ifade edilen diğer bir türün erken üyeleri olarak dikkate alınmakta ve bazı paleoantropologlar bu görüşün doğru olduğu yönündeki görüşlerini hala devam ettirmektedirler. *Homo erectus*, Afrika'da ortaya çıkmış ve Afrika dışına göç etmiş ilk hominoid'dir. Afrika dışına göç eden hominidlerin en eski fosilleri 2000 yılında Gürcistan'da keşfedilmiş ve günümüzden 1,8 myö'sine tarihlenmiştir. *Homo erectus*'un Endonezya Adalarına kadar göç ettiği, bu adalarda bulunan fosillerden anlaşılmıştır. *Homo erectus* fosillerinin insanlarla karşılaştırılması ve insan DNA'sı çalışmaları, onların soyunun 200.000 yıl önce ortadan kalktığını göstermektedir.

11.2.3.2.3.3.1. Neanderthaller

1856 yılında, Almanya'daki Neanderthal Vadisinde yer alan bir mağarada, maden işçileri bazı gizemli insan fosillerini bulmuşlardı. Paleoantropologlar, 40.000 yıllık bu fosillerin kalın kemikli, kalın kaşları ileriye doğru çıkık, ağır ve güçlü hominidler olduğunu saptayarak bunları ***Homo neanderthalensis*** olarak isimlendirmişlerdir. *Homo neanderthalensis* adı verilen bu türün bireyleri yaygın olarak **Neanderthaller** diye ifade edilmektedir. Bir zamanlar pek çok paleoantropolog, Neanderthallerin, *Homo erectus*'un *Homo sapiens*'e evrimleşmesindeki bir safhayı temsil ettiğini varsaymışlardı. Bu varsayım günümüzde terkedilmiştir. Neanderthallerin aslında 600.000 yıl önce ilk olarak Afrika'da ortaya çıkıp daha sonra Avrupa'ya göç eden ***Homo heidelbergensis*** adı

verilen daha önceki bir türün soyundan geldikleri anlaşılmıştır. 200.000 yıl öncesine kadar Avrupa ve Yakın Doğu'da görülen Neanderthaller, günümüz insanınınkine yakın büyüklükte bir beyne sahip olup taş ve ağaçlardan avlanma aletlerini yapabilme yeteneğindeydiler. Bu adaptif özelliklerine karşın, Neanderthaller insan gen havuzuna hiçbir katkı yapmadan 30.000 yıl önce tamamen ortadan kalkmıştır.

Neanderthallerin insan gen havuzuna hiçbir katkı yapmadan ortadan kalkmış olduklarının kanıtı, DNA analizi çalışmalarından gelmiştir. Bilim insanları Avrupa'nın farklı lokalitelerinde farklı zamanlarda yaşamış dört Neanderthal fosilinden izole ettikleri DNA'yı Avrupa, Asya ve Afrika'da yaşayan günümüz insanlarının DNA'ları ile karşılaştırmışlar; bu üç kıtada yaşayan insanların DNA'larının birbirlerine çok daha benzer olduğunu, fakat Neanderthal DNA'sıyla benzerliklerinin oldukça az olduğunu ortaya koymuşlardır.

11.2.3.2.3.3.2. ***Homo sapiens***

Fosillerden, arkeolojik kalıntılardan ve DNA çalışmalarından elde edilen kanıtlar, kendi türümüz olan ***Homo sapiens***'in nasıl ortaya çıktığı ve dünyanın her tarafına nasıl yayıldığı hakkında tutarlı bir hipotezin geliştirilmesi için başlangıç oluşturmuştur.

İnsanın atalarının Afrika'da ortaya çıktığı artık çok iyi bilinmektedir. *Homo ergaster ve Homo erectus* gibi eski türlerden, *Homo heidelbergensis* ve *Homo sapiens* gibi daha yeni türlerin meydana gelmiş olduğu büyük bir olasılıktır. Kendi türümüzün bilinen en eski fosilleri, Etiyopya'nın iki farklı yerinde bulunmuştur; bulunan örneklerin bazılarının 195.000 ve diğerlerinin 160.000 yıllık olduğu saptanmıştır. Bu ilk insanlarda, *Homo erectus* ve Neanderthaller'in oldukça belirgin ve ileri doğru çıkık kaş yapısı bulunmamaktaydı ve diğer hominidlerden daha zayıf bir vücut yapısına sahiptiler.

Etiyopya fosilleri, insanın kökeni ile ilgili moleküler kanıtlarla da paralellik göstermektedir. Daha önce de belirtildiği gibi, DNA analizleri, halen yaşamakta olan tüm insanların Neanderthaller'den ziyade birbirlerine daha yakın akraba olduklarını göstermektedir. İnsan DNA'sı üzerinde yapılan başka çalışmalar, Avrupa ve Asyalıların daha yakın bir zamanda yaşamış ortak bir atayı paylaştıklarını, fakat pek çok Afrika soylarının ise daha eski bir atadan geldiklerini göstermiştir. Bu çeşit bulgular, halen Dünya üzerinde yaşayan bütün insanların atasının ***Homo sapiens*** (akıllı

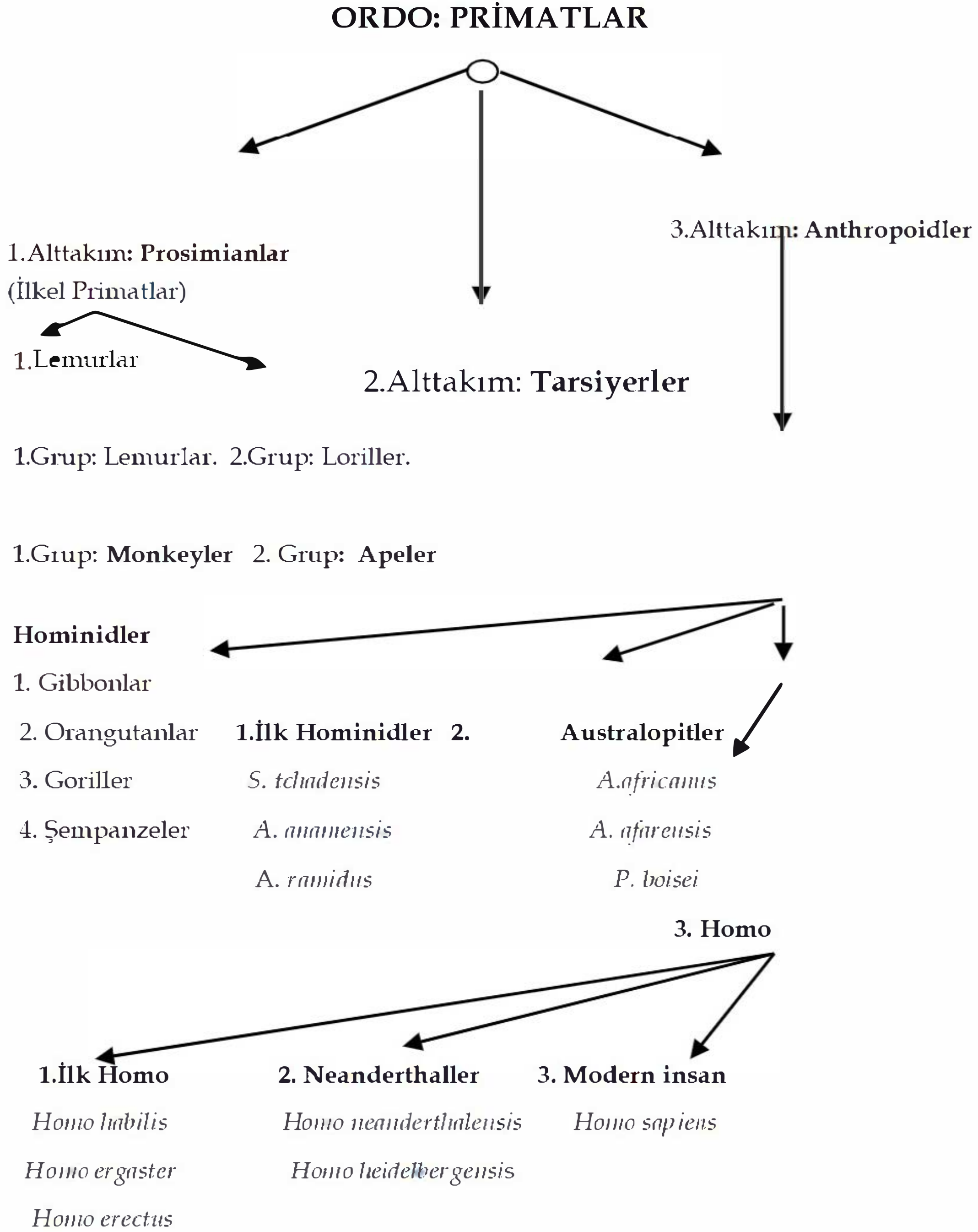
insan) olarak Afrika'da ortaya çıktığını kuvvetli bir şekilde göstermektedir. Çeşitli insan populasyonlarına ait bireylerin mitokondriyum DNA'sı ve Y- kromozomu analizlerinden elde edilen başka kanıtlar da bu görüşü desteklemektedir.

Afrika dışında bulunan en eski/yaşlı *Homo sapiens* fosilleri, günümüzden geriye doğru yaklaşık 50.000 yıl öncesine tarihlenmiştir. İnsan Y- kromozomu çalışmaları, insanların Afrika dışına bir ya da daha fazla dalgalar halinde yayıldıklarını; önce Asya'ya ve daha sonra da Avrupa ve Avustralya'ya göç ettiklerini ortaya koymuştur. İnsanların Yeni Dünya'ya ulaşmaları halen tartışmalı bir konu olmakla beraber, genellikle kabul edilen eski kanıtlar bunun 15.000 yıl önce gerçekleştiğini işaret etmektedir.

Türümüzün hızlı bir şekilde yayılması ve Neanderthallerin yerini alması, Afrika'da ortaya çıkmış ve *Homo sapiens* olarak tanımlanan insanın evrimi ile tetiklenmiştir. Her ne kadar Neanderthaller ve diğer hominidler karmaşık aletler yapabiliyorlardıysa da, çok az yaratıcılık özelliğine sahiptiler ve sembolik düşünme yetenekleri de oldukça düşüktü. Araştırmacılar, *Homo sapiens*'in daha sofistike düşündüğüne ilişkin kanıtları bulma yönündeki çalışmalarında oldukça başarılı sonuçlar elde etmişlerdir. Örneğin, bazı araştırmacılar 2002 yılında, Güney Afrika'da 77.000 yıl öncesine ait, üzerinde insan eliyle geometrik şekiller işlenmiş bir demir cevheri parçasını keşfettiler. Bu bulgu, insanlarda sembolik düşünme yeteneğinin geliştiğini gösteren en eski kanıtlardan bir tanesidir. 2004 yılında Güney ve Doğu Afrika'da yapılan kazılar sırasında, 75.000 yıl öncesine ait üzerleri incelikle işlenmiş deve kuşu yumurtaları ve salyangoz kabukları keşfedilmiştir. Günümüzden 36.000 yıl öncesine ait mağara duvarlarına çizilmiş görülmeye değer çeşitli hayvan figürleri de, insanın sembolik düşünme yeteneğinin geliştiğini gösteren kanıtlar arasındadır.

Sembolik düşünme, insanda dilin gelişimiyle beraber ortaya çıkmış olabilir. Gerek sembolik düşünme ve gerekse dilin gelişimi (konuşabilme), insanın daha uzun süre yaşama ve üreme başarısını yükseltmiş olmalıdır; bu da onlara hem yeni aletler yapma ve hem de bunu diğer insanlara öğretme olanağı sağlamıştır. Hatta az bulunur kaynaklar için uzun süreli alış verişin bile gelişmiş olması mümkündür. Nihayet, Afrika populasyonunda olduğu gibi, ortaya çıkan populasyon baskıları insanların Avrupa ve Asya'ya göç etmelerine sebep olmuş olabilir. Neanderthallerin soyu, son buzul çağında ortaya çıkan çeşitli streslerin olumsuz etkileri ve göç yoluyla

yeni gelen insanlarla girdikleri rekabette başarılı olamamaları sonucu ortadan kalkmış olabilir.



Şekil 11-3: *Primatların filogenetiği ve Homo sapiens'in) bu soyağacındaki yeri. "O"işareti, farklı grupların ayrılma (dallanma) noktalarını göstermektedir.*

İnsanların kavramsal düşünme yeteneğini kazanmaları, arkelojik yerler kadar kendi genomlarında da bulunabilir. İnsanın konuşmasına temel teşkil eden **FOXP2 geni** 2001 yılında tanımlanmıştır. Bu genin mutant versiyonlarından birini ebeveynlerinden miras alan insanlarda, geniş bir dil engeli silsilesi ortaya çıkmakta ve beynin **Boca bölgesindeki** aktiviteler azalmaktadır. 2002 yılında, insanlardaki FOXP2 geni ile bu genin diğer memelilerdeki homologunu karşılaştıran genetikçiler, söz konusu genin insan ve şempanzenin ortak atadan ayrılmalarından sonra yoğun bir doğal seleksiyona maruz kaldığı sonucuna vardılar. Araştırmacılar beynin yan bölgelerindeki mutasyonları karşılaştırarak doğal seleksiyonun günümüzden 200.000 yıl önce gerçekleştiğini hesapladılar. Kuşkusuz, insanın konuşma kapasitesi beynin pek çok bölgesiyle ilgilidir ve diğer birçok genin konuşma için temel oluşturduğu hemen hemen kesindir. FOXP2 genindeki evrimsel değişim, kendi türümüzün dünyadaki eşsiz rolünü nasıl oynadığına ilişkin ilk genetik ipucu olabilir.

Yukarıdaki tüm anlatımlara dayanarak çıkarılan Primatların soyağacı Şekil 11-3'te görülmektedir.

11. 3. İNSAN IRKLARI

Yeryüzünde geniş dağılım gösteren diğer bütün türler gibi, *Homo sapiens* (Modern insan) de, genellikle geniş coğrafik alt türlere ya da **ırklara** ayrılma eğilimi gösterir. *Homo sapiens* oldukça değişken bir türdür ve bölgesel populasyonlar çoğunlukla birbirlerinden ayırt edilebilecek kadar farklıdır. Şöyle ki, **İskandinavlar** çoğunlukla mavi gözlü ve sarışın iken, **Güney Avrupalılar** kahverengi gözlü ve daha koyu bir cilt rengine sahiptir. Yenidünyaya (Amerika'ya) yaklaşık 12.000 yıl önce ulaşan genel bir kurucu populasyondan türemiş olan **Eskimolar, Mohawk Kızılderilileri'**nden, ve onlar da **Apaçilerden** farklı görünmektedir. Irklar arası pek çok farklılık, farklı çevresel koşullara adaptasyonun bir sonucudur. Örneğin, tropik ve subtropik bölgelerde daha koyu renkli cilde sahip insanların açık tenli insanlara kıyasla yaygın olması, güneş ışınlarından kaynaklı radyasyondan etkilenmeyi engelleyen **koruyucu bir adaptasyonun** sonucudur.

Irklar, bölgesel insan populasyonları olup genetik bakımdan farklılıklar gösterir; ancak söz konusu farklılıklar, ayrı ırktan insanların çiftleşmesini ve sağlıklı yavrular doğurmasını engelleyebilecek düzeyde değildir. Irklar arasında kesin sınırlar çizilmesi pek olası bir durum değildir ve özellikler açısından

aralarında kademeli bir geçiş vardır. Bu nedenle, insanların farklı ırklara ayrılması biraz keyfi bir durum olup **saf ırk** diye bir olgu söz konusu değildir.

Konunun otoritelerinden bazıları 30 dolayında insan ırkının var olduğunu ileri sürerlerken, diğer bazıları yalnızca üç ırkın varlığını kabul eder; bunlar **Kafkas Irkı, Moğol Irkı** ve **Zenci Irkı'**dır. Bazı bilim insanları ise, bu üç ırka **Amerikan Kızılderilileri** ile **Avusutralya Aborjinlerini'**de ekleyerek insan ırkı sayısının beş olduğunu ileri sürmektedirler.

İnsan ırklarının orijini (kökeni), evrim çalışan bilim insanları arasında oldukça tartışmalı konudur. Pek çok bilim insanı, farklı ırkların her birinin *Homo erectus*'dan ayrı ayrı evrimleştiklerini ve farklı coğrafik bölgelere adapte olduklarını savunurken, bazıları ise aynı tür'ün bir kereden fazla evrimleşemesinin mümkün olmadığını, dolayısıyla insan ırklarının *Homo sapiens*'in evrimleşmesinden sonra ortaya çıktılarını ileri sürmektedirler. Son yıllarda, dünyanın değişik bölgelerindeki insanlardan izole ettikleri **mitokondriyum DNA**'larını analiz eden ve birbirleriyle karşılaştıran bilim insanları, bütün insan ırklarının, Afrika'da ortaya çıkan *Homo sapiens*'ten meydana geldikleri sonucuna ulaştıklarını savunmaktadır. Bu görüşün çıkış noktası, mitokondriyum DNA'sının yalnızca anne tarafından yavruya aktarılması ve en eski mitokondriyum DNA'sının en fazla sayıda mutasyon biriktirmiş olması gerektiğinin kabul edilmesidir.

11.4. İNSANIN KÜLTÜREL EVRİMİ

İlk hominidlerin alet kullanabilmesi, yüksek düzeyde bir zekânın gelişiminde önemli bir faktör olmuş olabilir. Alet yapımını ve kullanılmasını başaran bireyler, diğer bireylere göre elbette ki önemli bir avantaja sahip olmuşlardır. Dolayısıyla, alet kullanmayı kolaylaştıran nöral mekanizmalardan yana kuvvetli bir seleksiyon işlemiş olabilir. Bu noktada, tamamen evrimleşmiş insan zekâsının kültürle taçlandırılmasından ziyade, ilk kültürel gelişme ile giderek yükselen zekânın birlikte sinerjetik olarak (birbirini destekleyecek şekilde) evrimleştiği düşünülmelidir. Açık olarak ifade edilirse, modern insanın yüksek düzeyde gelişmiş beyni, kültürün gelişimine de kaynaklık etmiştir.

Nasıl alet yapacağını ve bunu etkili bir şekilde nasıl kullanacağını öğrenen insan, hayvanlar karşısında önemli bir **avantaj** elde etmiş ve onların karşısında dominant duruma geçmiştir. Öte yandan,

kavramsal düşünme yeteneğini kazanan insan, bu yeteneğini türünün kalitesi oluncaya dek rafine ederek daha da geliştirmiştir. İnsanın sembolik düşünme yeteneğini kazanması, düşüncelerini sembolik kelimelerle şekillendirdiği bir **dil** (lisan) **geliştirmesiyle** sonuçlanmıştır. Dil kazanımı, deneyimlerin birikimine ve nesilden nesile aktarılmasına olanak sağlamıştır. Bütün bu kazanımlar, hayvanların asla sahip olamayacağı ve yalnızca insana özgü **Kültürel Evrimin** ortaya çıkmasına neden olmuştur. Kültürel evrimin kazanılmasıyla, insan değişimin ve çevresini kendi gereksinimlerine göre şekillendirmenin yollarını bulmuştur. Böylece, insan, daha önce mümkün olması bile düşünülemeyen kendi biyolojik gelişimini kontrol edebilme potansiyeline ve buna bağlı olarak heyecan verici bir sorumluluğa ulaşmıştır.

Yoğun inzektisit kullanımı ve başta tarımsal amaçlı büyük ormanlık alanların yok edilmesi, bazı populasyonların yoğunluğunun hızla azalmasına yol açarken, başka türlerin oluşturduğu populsyon yoğunluklarında artışa neden olmuştur. Sonuçta, predatörler ile avları arasında uzun zaman peryotları boyunca kurulmuş olan **karşılıklı/ göreceli denge** ortadan kalkmış ve tüm ekosistem için önemli sorunlar ortaya çıkmıştır. Bizzat kendisinin sebep olduğu bu olumsuzlukların farkına varan insan, bozulan ekosistemleri yeniden kurma ya da en azından var olanları koruma sorumluluğunu yüklenmiştir.

Tüm bunlara ek olarak, günümüz insanı **genetik şifreyi** çözmüş ve geliştirdiği **rekombinant DNA teknolojisi** sayesinde, doğuştan gelen bazı anormalliklere ve bazı genetiksel hastalıklara yol açan gen kombinasyonlarını önceden saptama olanağını bulmuştur. Ayrıca, günümüz bilim insanları, gen sekanslarını manipüle edip onları yeniden tasarlayarak yeni ürünlerin sentezini başarabilmektedir. Bütün bunlar, bir anlamda, kendi doğal seleksiyonumuzu **engelleme** ve **onu kontrol edebilme** anlamına gelmektedir.

11.5. İNSAN EVRİMİYLE İLGİLİ TARTIŞMALAR

İnsanın evrimi, bilim insanlarından sade vatandaşa kadar, pek çok insanın ilgilendiği ve hakkında doğru ya da yanlış pek çok şeyin söylendiği evrim öyküsünün yalnıza küçük bir bölümüdür. Darwin **İnsanın Türeyişi** (1871) adlı kitabında, insanın ve Afrikalı apelerin ortak bir atatan geldiğini yazdığı zaman, gerek apelerin ve gerekse insanın evrimi ile ilgili çok az sayıda fosil kayıt bulunmaktaydı. Bu bölümde daha önce de anlatıldığı gibi, Darwin'in zamanından

günümüze kadar insanların evrimiyle ilişkili çok sayıda fosil bulunduğu gibi, çok önemli genetiksel ve moleküler bulgular da elde edilmiş ve bunların incelenmesiyle elde edilen veriler, Darwin'in görüşünü güçlü bir şekilde desteklemiştir.

Ancak pek çok insan; Darwin'in teorisinin beşeriyeti, birden bire gerçekleşen **ilahi yaratılışın** sonucu olmaktan çok, uzun bir evrimsel sürecin ürünü olarak kabul etmesi nedeniyle, refüze olmuştur; yani bu görüşü kabul etmek istememişlerdir. Halen Birleşik Devletler başta olmak üzere, pek çok ülkede, insan evrimi ile ilgili görüşler dinsel cemaatler, hatta bilim insanları arasında bile tartışılmaya devam etmektedir. Öyle ki, 1920'li yıllarda, Amerika Birleşik Devletlerinin çeşitli eyaletlerinde devletin resmi okullarında Darwin'in evrim teorisinin okutulmasını yasaklayan yasalar çıkarılmış ve bu yasalar söz konusu eyaletlerde 1968 yılına kadar uygulanmıştır. 1968 yılında, Birleşik Devletler Anayasa Mahkemesi, böyle bir yasaklamanın anayasaya aykırı olduğu yönünde bir karar almıştır. Günümüzde bile, yirmiden fazla eyalet, yerel okullarda okutulan Biyoloji derslerinde, Darwin'in evrim teorisine alternatif olarak **Yaratılış Görüşü'**nün de anlatılmasına olanak veren politikalar izlemektedir.

İnsanın evrimi ile ilgili tartışmaların pek çok ülkede hala devam etmesinin nedeni bilimsel kuşkulardan değil, bilimin nerede duracağı ve dinsel inançların nerede başlayacağı konusundaki anlaşmazlıklardan kaynaklanmaktadır. Bilindiği gibi, bilimlerin en büyüğü olan **Kozmoloji** (Evrenbilim), uzayın ve zamanın **Big-Bang** (Büyük Patlama) ile başladığını öngördüğü için "büyük patlamadan önce ne vardı?"şeklindeki soruları ne sorar, ne de bu tür sorulara cevap arar. Kozmoloji "evren nasıl başladı, evrenin sonu olacak mı ve madde nasıl ortaya çıktı? şeklindeki soruları hem sorar ve hem de bunlara cevap arar. Kanımca, yukarıdaki anlaşmazlıkların çözümünde çıkış noktası bu çerçeve içerisinde aranmalıdır.

12. BÖLÜM

HAYVAN DAVRANIŞLARI VE EVRİMİ

Gerek biz insanlar ve gerekse diğer hayvanlar, bazen avcı ve bazen av olarak, canlıların göstermiş olduğu çeşitli davranışlardan hayatın her aşamasında etkilenmekteyiz. Dolaysıyla, davranışın öğrenilmesi hayatın devamı açısından son derece önemlidir. **Davranış**, kısaca, bir organizmanın yaşadığı ortamdaki herhangi bir **uyarana** (stimulusa) tepki vermesi olarak tanımlanır. Doğada av ile avcı arasındaki ilişkiler, memelilerin, kuşların ve böceklerin çiftleşme öncesi çıkardıkları sesler, üreme öncesi gözlenen kur yapma, besin arama, saldırı ve savunma, çeşitli göç hareketleri, bal arılarının çiçeklerden nektar toplaması, insanların ve bazı hayvanların gruplar oluşturması ve gruptaki bireyler arası karşılıklı ilişkilerin kurulması gibi pek çok davranış örneği görülmektedir. Davranışın temelinde organizmaların hayatta kalması ve nesillerini devam ettirmesi (çoğalması) yatar. Davranış bilimcileri, bu gibi davranışların nasıl geliştiğini, evrimleştiğini ve hayatta kalma ile üreme başarısına nasıl katkıda bulunduğunu araştırır.

Özellikle çok hücreli hayvanların evrimsel sürecinde, farklı çevresel uyaranlara cevap verebilecek kompleks bir sinir sisteminin gelişmiş olmasına bağlı olarak, çok değişik **davranış modelleri** ortaya çıkmıştır. Örneğin, periferal ve merkezi sinir sistemlerinin, çevresel uyaranların farkına varması, aldığı bilgiyi (enformasyonu)

değerlendirmesi ve adaptif motor tepkiyi başlatması bir davranış modeli olarak görülür.

Hayvansal davranışların nedeninin açıklanmasında iki temel olay çok önemlidir. Bunlardan birincisi, hayvanın duyularının, sinir ağlarının ya da iç durumunun davranış için nasıl bir fizyolojik temel sağladığının ortaya konmasıdır. Bu, hayvanın **hormonal düzeylerin ölçülmesini** ya da nöronların **harekete geçme modellerinin** kaydedilmesiyle cevaplanabilir. Gerçekten, kuşlar üzerinde yapılan deneylerle, günlük ışığa maruz kalma süresinin uzamasının hormonal ve nöral değişimlere neden olduğunu ve bunun da hayvanda ötme ve yuva yapma davranışlarını başlattığı gösterilmiştir. Hayvansal davranışların nedeninin açıklanmasında önemli olan ikinci olay, **davranışın adaptif değerinin** ne olduğunun aydınlatılmasıdır. Bu da, davranışın, hayvanın hayatta kalmasını ve üreme başarısını nasıl etkilediğinin ölçülmesiyle cevaplanabilmektedir.

12.1. HAYVAN DAVRANIŞLARININ ÇALIŞILMASI

Davranışı çalışan bilim insanları, çeşitli yaklaşımlarla yola çıkar. Örneğin, bazı bilim insanları **içgüdü** üzerine odaklanır, bazıları **öğrenmeyi** ön plana çıkarır, diğer bazıları ise hem içgüdüyü ve hem de öğrenmeyi dikkate alır. Bu tür yaklaşımlardan yola çıkarak yapılan çalışmalar sonucunda **Davranış Biyolojisi** adıyla yeni bir bilim dalı ortaya çıkmıştır.

Hayvan davranışlarının çalışılması, tartışmalarla geçen uzun bir tarihe sahiptir. Bu tartışmaların kaynağı; davranışın şekillenmesinde, genetik yapının (**içgüdünün**) mı yoksa öğrenmenin mi daha önemli olduğudur. Sorun, davranışı genler mi belirlemektedir yoksa hayvanlar nasıl davranacaklarını deneyimleri sonucu mu öğrenmektedirler? konusudur.

N. Tinbergen 1963 yılında yayınladığı makalesinde, davranışın gerçek anlamda ne olduğunun anlaşılabilmesi için, özellikle davranışsal ekolojinin özünü oluşturan şu dört sorunun cevaplanması gerektiğini vurgulamıştır:

1. Kimyasal, anatomik ve fizyolojik mekanizmalar dâhil, davranışın mekanik temeli nedir?
2. Zigot aşamasından erişkin bireye gelinceye kadar hayvanının gelişimi, davranışı nasıl etkilemektedir?

3. Davranışın evrimsel öyküsü nedir?
4. Davranış, hayvanın hayatta kalmasına ve üremesine (yani, uyumuna) nasıl katkı sağlamaktadır?

Bu sorulardan görüleceği üzere; davranışın açıklanmasında **etholoji, davranış genetiği, davranışsal nöroloji, fizyoloji, ekoloji** ve hatta **psikoloji** bilimlerinden yararlanmak gerekmektedir.

12.1.1. Etholoji

Etholoji, hayvan davranışlarının mekanizmaları ve evriminin, özellikle doğal ortamlarda çalışılmasını ifade eder. Bir **etholog**, davranışın büyük ölçüde içgüdüsel olduğunu ve doğal seleksiyon tarafından yönlendirildiğini ileri sürer. Ayrıca, davranışın **stereoteyp** olması (yani, bir türün farklı bireylerinde aynı şekilde görülmesi) nedeniyle, onun programlanmış nöral devrelere bağlı olması gerektiğini de vurgular. Bu devreler genetik kopyalardan yapılmış olup hayvanın nispeten tam bir davranış göstermesini sağlar.

Ethologlar, iki önemli davranış modeli üzerinde çalışmayı tercih etmektedirler. Bunların birincisi **sabit aksiyon modeli**, ikincisi ise **imprinting**'dir.

12.1.1.1 Sabit Aksiyon Modeli

Sabit aksiyon modeli, başlatılan bir davranışın tamamlanıncaya kadar devam etmesidir. Bu modele göre davranış, **sign** (işaret) **stimulusu** denilen harici bir duyuşsal uyaran ile başlatılır.

Sabit aksiyon modelinin önemli örneklerinden biri, kuluçkaya yatan kazlarda görülür. Kuluçkaya yatmışken yuvasından bir yumurtanın kazara yuvanın dışına çıktığını fark eden kaz, hafifçe ayağa kalkar, boynunu yumurtaya doğru uzatıp gagasıyla onu yuvarlayarak yuvasına geri getirir ve kuluçkaya devam eder. Bu davranış kazın problemi gördüğüne ve problemin ne olduğunu ve hatta problemi çözdüğüne inanılacak kadar mantıklı görülmektedir. Bununla beraber, kaz, yuvanın dışındaki yumurtayı almak için uzanırken, eğer yumurta birisi tarafından yuvadan daha da uzaklaştırılırsa, hiçbir şey olmamış gibi, olmayan yumurtayı yuvasına yuvarlama hareketine devam eder. Bu denemeyi gerçekleştiren Lorenz ve Tinbergen'e göre,

yumurtayı yuvarlama hareketi stereoteyp (sabit) ve içgüdüsel bir davranış olup yuvanın dışındaki bir sign stimulus tarafından başlatılmaktadır; bir kez başlatılan davranış, başka bir feedback'e gerek duyulmadan, tamamlanıncaya kadar devam eder. Bu olayda esas olan, sinir sisteminin bir elemanı olan ve kazın doğuştan sahip olduğu salgılama mekanizmasının **motor nöron** tepkisi (sabit aksiyon) için gerekli direktifleri sağlamasıdır.

Sabit aksiyon modelinin en çarpıcı örneklerinden biri de, Guguk kuşlarında görülen yumurta bırakma davranışıdır. Guguk kuşları yılda bir yumurta yapar ve bunu da diğer kuşların yuvasına bırakır. Konukçu yuvada yumurtadan çıkan guguk kuşu yavrusu, daha gözleri açılmadan, yuvanın asıl sahibi olan kuşun yumurtalarını ve yavrularını yuvadan dışarı atar. Guguk kuşu yavrusunun davetsiz bir konuk olduğunu anlayamayan yuvanın asıl sahipleri olan ebeveynler, onu tüyleninceye kadar besler ve korurlar. Yavru guguk kuşu büyüyünceye kadar, erişkin guguk kuşlarının erkek ya da dişsini hiç görmese ve hatta onların seslerini asla duymasa bile, bir sonraki ilkbaharda kendi türünden uygun bir eşi tanır, ona kur yapar ve onunla çiftleşir. Darwin, bu olayı, yani genç guguk kuşunun öğrenmek için uygun bir modeli olmaksızın, kesinlikle doğru zamanda doğru davranışı nasıl gerçekleştirebildiğini açıklamakta oldukça zorlanmıştır. Acaba, guguk kuşu kendisi için gerekli olan bütün bu işleri ezbere nasıl bilmektedir? Bu sorunun cevabı, kendisi için gerekli olan temel bilgileri, genleri ile ebeveynlerinden miras almış olması ve sinir sistemiyle bunları idare etmeyi başarmış olmasıdır.

Gerek kazın yuvanın dışına çıkmış yumurtayı yuvasına doğru yuvarlaması ve gerekse guguk kuşunun birçok şeyi ezbere bilmesi **programlanmış davranışlar** gibi görülmektedir. Yani bu hareketler, alışılmış değimiyle **içgüdüsel davranışlar**dır. Günümüzde, içgüdünün genetiksel ve nöral temele dayandığını gösteren pek çok kanıt bulunmaktadır. Özellikle, davranışları düzenleyen ve onları idare eden **nöral döngü**'nün genetik yapı tarafından belirlenmesi bu kanıtlardan yalnızca bir tanesidir ki, bu bile içgüdünün kalıtsal bir olgu olduğunu ifade etmek için yeterlidir.

12.1.1.2. İmprinting

Klasik etnologlar tarafından çalışılan diğer davranış modeli, canlının kendini tanımsı anlamına gelen **imprinting**'dir. İmprinting, hem öğrenme ve hem de doğuştan gelen elemanları içeren ve genellikle

irreversibıl (dönüşsüz) olan bir davranış şeklidir. Diğer öğrenme tiplerinden, sensitif (duyarlı) bir peryoda sahip olmasıyla ayrılır; sensitif peryod, bir hayvanın gelişim sürecinde sınırlı bir safha olup bu safhada yalnızca belirli (sınırlı) davranışlar öğrenilebilmektedir. Ebeveyn korumasının olduğu türlerde, ebeveynler ile yavruları arasındaki bağın oluşması, hayat döngüsünün kritik bir aşamasında gerçekleşir. Bağlanma peryodu sırasında, genç birey kendi ebeveynini tanıyıp kendi türünün davranışlarını öğrenirken, ebeveyn de kendi yavrularını tanır. Örneğin, martılarda genç bireylerin ebeveynleri ile bağ kurabildiği duyarlı peryod bir veya iki gündür. Eğer bu süre içerisinde söz konusu bağ kurulmazsa, ebeveyn yavrusunu koruma altına almamakta, bu durumda yavrular arasında ölümler görülmekte ve dolayısıyla ebeveynlerin üreme başarısında azalma olacaktır. Anlaşılacağı gibi, imprinting davranışlar önemli **adaptif değerlere** sahiptir.

Bu davranışın tipik bir örneği, annelerini izleyen genç kazlar da görülür. Gri kazlarla yapılan denemeler, pek çok su kuşu türünde olduğu gibi, yumurtadan çıkan yavruların doğuştan anneyi tanımadıklarını ortaya koymuştur. Aslında onlar, yumurtadan çıktıklarında karşılaştıkları ilk objeye tepki vermektedirler. K. Lorenz, yaptığı denemelerde, gri kaz yavrularında en önemli imprinting stimulusun, genç bireylerden herhangi bir objenin uzaklaşması olduğunu gözlemiştir. Kuluçka makinesinde yumurtadan çıkan yavrular, ilk birkaç saatlerini anne kazdan çok K. Lorenz ile geçirmişler ve daha sonra sabırla Lorenzi izlemişlerdir. Yavrular kendi biyolojik annelerini tanımadıkları gibi, kendi türünün diğer erişkin bireylerini de tanımamışlardır. Bu yavrular erişkin hale geldiklerinde, diğer kazlar ile çiftleşme bağını da kuramamışlardır. Bu durumda da, ebeveynlerin üreme başarısında azalma görülmüştür.

12.1.2. Davranışın Genetik Temeli

Yapılan deneysel çalışmalar, anatomik ve fizyolojik özellikler gibi, davranışsal özelliklerin de genetik ve çevresel etkenler arasındaki karşılıklı karmaşık ilişkiler sonucunda ortaya çıktığını göstermiştir. Bu sonuç, davranışın ya sadece genler tarafından ya da sadece çevresel faktörler tarafından belirlendiğini ileri süren popüler görüşle kesin bir tezatlık gösterir. Burada, önce davranışın gelişmesi üzerine genetiksel (**doğuştan gelen**) faktörlerin etkisi ele alınacak, çevresel faktörlerin etkileri ise daha sonra tartışılacaktır. Tamamen genetiksel faktörlerin etkisi sonucu şekillenen davranışlar **doğuştan gelen davranışlar**

olarak ifade edilir ve bunlar, aşağıdaki örneklerde tartışılacağı üzere, güçlü genetiksel etkiler altındadır.

Davranışın genetik temelini ortaya koyan klasik denemelerden biri, 1940'lı yıllarda R. Tyron tarafından yapılmıştır. Yalnızca bir tane çıkışı olan bir labirent hazırlayan Tyron, labirentin içerisine belirli sayıda ratları, çıkışın önüne de ratların severek yedikleri bir besin maddesini koymuştur. Bunun arkasından ratların belirli bir süre içerisinde besine ulaşmalarını izlemiştir. Belirlenen sınırlı süre içerisinde, ratların bazılarının birkaç hatalı denemeden sonra, sağa sola hızlı bir şekilde hareket ederek çıkış kapısına ulaşmayı başardıklarını, fakat diğer ratların çıkış kapısına ulaşmayı asla ulaşamadıklarını görmüştür. Tyron, labirente zekice davranıp çıkış kapısına ulaşmayı başaran ratları kendi aralarında çaprazlayarak/ çiftleştirerek çıkış kapısına zekice davranarak ebeveynlerinden daha hızlı ulaşmayı başaran bir koloni, daha yavaş öğrenenleri (ya da çıkışı hiç bulamayanları) kendi aralarında çaprazlayarak da ebeveynlerin daha donuk zekâ gösteren bireylerden ibaret ikinci bir koloni oluşturmuştur. Tyron, her koloninin erkek ve dişilerini kendi aralarında çaprazlama işlemini 6. nesli elde edinceye kadar sürdürmüş ve sonuçta labirentin çıkış kapısını öğrenme yeteneği bakımından iki farklı tipte (**en zeki** ve **en donuk zekâlı**) rat grubu elde etmiştir. Tyron, yaptığı denemenin sonucunu, "labirentin çıkışını öğrenme yeteneğinin kalıtsal derecelenmeler göstermesi nedeniyle, öğrenmenin ebeveynlerden yavrulara geçen genler tarafından idare ediyor olması gerekir" şeklinde yorumlamıştır.

Doğal koşullar altında, hızlı öğrenme yeteneğinde olan ratların hayatta kalma ve üreme başarısını artıran bazı avantajlara sahip olacaklarını söylemek, elbette ki son derece olacaktır.

Öte yandan, hibrit türlerin incelenmesi, ağustos böcekleri ve ağaç kurbağalarının kur yapma davranışları sırasındaki ses çıkarma/ötme davranışlarının, hatta muhabbet kuşunun (*Meleopsittacus undulatus*) yuva yapma davranışının da genetik temele dayandığını göstermiştir.

Davranışın genetik temelinin araştırılmasında, kuşların yuva yapma davranışlarının çok önemli bir yeri bulunmaktadır. Kuşun yuva yapmak üzere seçtiği yer, yuvanın yapımında kullanılan malzemelerin cinsi, bu malzemeleri birbirlerine tutturmak için kullanılan maddeler dahil yuvanın şekli bile bir türden değerine farklılık gösterir; yani bir anlamda türe özgüdür. Bu tür farklılıklar her zaman N. E. Colias ve E. C. Colias isimli araştırmacılar tarafından

gözlenmiş olan dokumacı kuşlarının (*Ploceidae*) yuva yapma davranışındaki kadar net değildir.

Mutant meyve sineklerinin (*Drosophila*) çiftleşme davranışları üzerine yapılan ayrıntılı deneysel çalışmalarda, **bir alelin** mutasyonla değişmesinin bile, farklı davranışlara sahip bireylerin meydana gelmesine sebep olduğu gösterilmiştir.

Genetik kontrol altında gerçekleştirilen hareketleri bazı alt başlıklar altında özetlemek mümkündür. Bunlar **yönlendirilmiş hareketler**, **kinesis**, **taksis** ve **göç hareketleri**'dir.

12.1.2.1. Yönlendirilmiş Hareketler

Birkaç milimetrelik basit bir hareketten daha kompleks olanlara kadar pek çok hayvansal hareket önemli genetiksel etkiler etkenler altındadır. Bu tür hayvansal hareketlerin kontrolünda genlerin rolünün net olması nedeniyle, bunlar **yönlendirilmiş hareketler** olarak isimlendirilmektedir.

12.1.2.1.1. Kinesis

Kinesis, bir stimulasa tepki verme aktivitesindeki basit bir değişimi ifade eder. Hayatını en iyi şekilde sürdürmek için nemli yerleri tercih eden karasal kabuklulardan domuz böcekleri (diğer adıyla ağaç bitleri), nem oranında meydana gelecek bir varyasyona bir **kinesis**, yani basit bir hareket ile tepki verirler. Bu böcekler nemli yerlerde daha ağır fakat kurak yerlerde daha aktif hareket ederler. Her ne kadar, bu böcekler spesifik koşullara doğru hareket etmez veya söz konusu koşullardan uzaklaşmazlarsa da, onların kurak koşullar altında artan hareketi, kuru alanları terk etme ve nemli alanlara karşılaşma şansını artıracaktır. Dolayısıyla onlar karşılaştıkları bu yerde yaşantılarını sürdürmeye devam edeceklerdir.

12.1.2.1.2. Taxis

Kinetiksten farklı olarak, **taxis** az ya da çok otomatik bir davranış olup bazı uyaranlara doğru (**pozitif taxis**), bazı uyaranlardan uzaklaşma (**negatif taxis**) şeklinde görülür. Örneğin, başta alabalıklar olmak üzere pek çok akarsu balığı, pozitif reotaxis (akıntıya karşı) gösterirler; yani bu balıklar akıntıya ters yönde yüzme hareketi

gösterirler. Bu hareket onların akıntı yönünde sürüklenmelerini engellediği gibi, suyun kaynağındaki besinlere ulaşmalarını da sağlar.

12.1.2.1.3. Göç Hareketleri

Hayvansal davranışların hiç biri, **yön bulma** ve **göç davranışlarından** daha etkileyici değildir. Kelebekler, kaplumbağalar ve bazı kuşlar daha önce hiç gitmedikleri ve görmedikleri binlerce kilometrelik uzaklıktaki yerlere göç edebilmektedirler. Biraz yukarıda değinilen ve genellikle tek yönlü olan taxis hareketlerine karşılık, göç hareketleri iki yönlü olup çok geniş alanları kapsamaktadır. Hayvanlarda göç, yılın belirli dönemlerinde ve yılda bir kez görülür. Kanada'da yaşayan ördek ve kazlar, sonbahar yağmurlarının başlamasıyla Birleşik Devletlerin daha güneyine göç eder ve ilkbaharın başlamasıyla tekrar Kanada'ya, yaşadıkları yerlere geri dönerler. Öte yandan Kral kelebekleri (*Danaus plexippus*), Birleşik Devletlerin doğusundan Mexico City'ye kadar göç eder; yaklaşık 3000 km.lik bu göç yolunun tamamlanması, kelebeklerin iki ile beş jenerasyonunu alır. En uzun mesafeli göç, altın yağmur kuşunun (*Charadrius*) göçü olup bu kuş, Arktik üreme alanından (Kuzey kutbundan) Güneydoğu Amerika'daki kışlama alanına, yaklaşık 13 000 km.lik yolu katederek ulaşır.

Kuşlar arasında iki önemli **göç stratejisinin** varlığından söz edilir. Bunlardan birincisinde, kuşların belirli bir yönde uçmaya **genetik olarak programlanmış** olmalarıdır. Timoty ve Williams, Kuzey Batı Amerika'ya özgü ötücü bir kuş olan *Dolicohoryux oryzivorus* 'un kuzey batı Amerika kolonilerinin, direkt olarak güney yönünde göç etmediklerini; önce atalarının yaşam alanı olan doğuya doğru göç ettiklerini ve daha sonra güneye doğru yönelerek Güney Amerika'daki kışlama alanlarına ulaştıklarını saptamışlardır. Bu araştırmacılar, ayrıca söz konusu kuşların doğudan güneye göç ederken kuzey-güney yönünde esen rüzgârları da arkalarına aldıklarını keşfetmişlerdir. Yani uçarken, rüzgâr avantajını da kullandıklarını belirlemişlerdir.

Batı Afrika ahilerinden oldukça uzakta yer alan Yeşil Burun Adalarında yaşayan küçük ve ötücü bir kuş olarak bilinen siyah baş (*Sylvia atricapilla*), batı Afrika ve kuzey Avrupa sahillerine kadar yayılır. Bu kuşun **göç davranışı** bir populasyondan diğerine farklılık göstermektedir. Göç alanının kuzey kısmındaki tüm siyah başlar göç ederler ve bunu da çoğunlukla gece gerçekleştirirler; buna karşılık Yeşil Burun Adalarındaki siyah başlar ise asla göç etmezler.

Araştırmacılar, normal göç sezonunda, bir kafese hapsedilen göçücü siyah başların geceleri hapsedildikleri kafeslerinde durmadan zıpladıklarını veya tüneklerinde kanatlarını sürekli olarak hızlı bir şekilde çırptıklarını, yani bir anlamda **göç huzursuzluğu** gösterdiklerini gözlemişlerdir. Bir grup Alman bilim insanı, söz konusu göç huzursuzluğu davranışının bir genetik temelinin olup olmadığını incelemek istemiş ve bu amaçla, Güney Almanya'daki göçücü siyah başları, göç etmeyen Yeşil Burun Adalarındaki göç etmeyenlerle çaprazlamışlardır. Bu çaprazlama sonunda elde edilen yavrular, simulasyon yoluyla birinin veya diğerinin çevresel özelliklerini oluşturdukları ortamlara maruz bırakılmışlardır. Her iki ortamda da büyütülen yavruların % 40'nın göç huzursuzluğu davranışlarını gösterdiklerini saptadılar. Bu sonuçtan hareket eden araştırma ekibi, göç huzursuzluğunun **genetik kontrol altında** olduğunu ve **poligenik** (çok genli) **kalıtım modeline** göre geçekleştiğine karar vermişlerdir.

Göç stratejisinin ikincisinde, kuşların hem bir **pusula duyusuna** ve hem de **harita duyusuna** sahip olmaları söz konusudur. Göç eden birçok kuşun, yerin magnetik/manyetik alanını hissetme ve uçma davranışlarını buna göre yönlendirme yeteneğine sahip olduğu anlaşılmaktadır. Bu ikinci göç stratejisini test etmek için araştırmacılar, kuşları kapalı kafesler içerisinde incelemişlerdir. Kafes içerisindeki kuşların, görülebilir her hangi bir dış uyaran olmadığı zaman bile, doğru coğrafik yönde göç etmeye teşebbüs ettikleri gözlenmiştir. Ancak, kafesin yakınına güçlü bir mıknatıs yerleştirilip manyetik alan değiştirildiği zaman, kafesteki kuşların da gitmek istedikleri yönü değiştirdikleri gözlenmiştir. Bu gözlem, göç edecek birçok kuşun, yerin manyetik alanını hissedecek ve kendilerini buna göre yönlendirebilecek yeteneğe sahip olduğunu açıkça göstermektedir. Gerçekten, mıknatıslanmış bir çeşit demir olan **magnetit,** bazı kuşların kafatasları içerisinde bulunmuştur, fakat onların manyetik alanları hissetmelerini sağlayan duyu reseptörlerinin yapısı hakkında çok az bilgi bulunmaktadır.

Burada cevaplanması gereken soru, kuşların **yön bulma** ve **göç etme davranışlarını** nasıl başardıklarıdır. Davranış bilimcilerinin bu soruya verdikleri ortak cevap, kuşların ve diğer göç eden hayvanların yönlerini "Güneş ve diğer yıldızlara bakarak buldukları" şeklindir. Örneğin, gündüz uçan ve Güneşi referans olarak kullanan kiraz kuşu (*Emberiza*), Güneşin gökyüzündeki pozisyonunun gün boyunca değişmesinin yarattığı olumsuzluğu, uzayda sabit olarak duran Kutup yıldızını referans almak suretiyle telafi eder. Sığır kuşu

(*Sturnus vulgaris*) gibi diğer bazı kuşlar, Güneşin gökyüzündeki pozisyonunun gün boyu değişmesinden kaynaklanan olumsuzluğu gidermek için **iç saatlerini** (dâhili zaman duyularını) kullanır. Benzer şekilde, gece uçan kuşlar ise, yönlerini yıldızların görünüşlerinden yararlanarak bulmaktadır. Bunları doğrulayan kanıtlardan bir tanesi, göç sezonu boyunca, göç alanlarına varmak için yoğun bir istek duyan kuşların kafeslere konularak sergiledikleri davranışların izlenmesinden gelmiştir. Kafeslerde sabit şekilde duran yapay Güneş ya da yıldız modellerinin yerleri değiştirildiğinde, kafes içerisindeki kuşların da gitmek istedikleri yönü, güneşle 15^0 'lik sabit bir açı yapacak şekilde değiştirdikleri gözlenmiştir.

Kuş göçleri iyi bir şekilde araştırılmış olmakla beraber, diğer hayvanların göçleri için bunu söylemek olası değildir. Yeşil renkli deniz kaplumbağaları, Brezilya'nın orta bölgelerinden yumurtlama alanları olan Atlas Okyanusunun orta kısmına yakın Ascension Adalarına göç ederken binlerce kilometrelik bir mesafeyi kat ederler. Bu adalarda yumurtadan çıkan genç yavrular, açık denizi tekrar geçerek atalarının yaşadığı Brezilya'nın orta bölgelerine geri dönerler. Burada, yaklaşık 30 yıl süren erişkinlik dönemini tamamladıktan sonra, üreme alaları olan Ascension Adalarına dönerler. Yeşil kaplumbağaların bu kadar uzun bir göç yolunu şaşırmadan nasıl tamamladıkları açıklanırken, okyanus akıntıları ve dalgaların harekete geçirici faktör olduğu ileri sürülmektedir.

Öte yandan, batı Avrupa'daki akarsuların kaynaklarında yumurtadan çıkan Som balıklarının (*Salmo salar*) genç yavruları, asıl yaşama alanları olan Atlas Okyanusuna doğru göç etmeye başladıklarında, yumurtadan çıktıkları akarsuyun kokusunu belleklerine yerleştirmiş durumdadırlar. Bu bilgiyi, yıllar sonra okyanusta erişkin duruma gelen söz konusu balıklar, üreme alanları olan Batı Avrupa'daki nehirlerin kaynaklarına geri göç ederken kullanırlar.

Som balıklarının göçü sırasında, gerçekten **kokunun rol oynadığı**, Hasler ve arkadaşlarının yaptığı denemelerle kanıtlanmıştır. Bu araştırmacılar, genç Som balıklarını laboratuar ortamında **morfolin** adı verilen kimyasal bir maddenin kokusuna alıştırarak büyüttüler. Bu şekilde büyütülmüş olan balıkları daha sonra Michigan Gölüne bıraktılar. Balıklar gölün güney kıyılarına açılan ve onların yumurtlama alanları olan derelere doğru yüzerken, ultrasonik cihazlar ile izlendiler. Balıkların geçeceği suların bazı bölgelerine önceden morfolin maddesi bırakıldığında, laboratuvarda morfolin kokusuna alıştırılarak büyütülmüş bireylerin bu maddenin bırakıldığı bölgeye geldiklerinde önce güneye doğru olan göçlerini

durdurdukları, çeşitli dairesel hareketler yaptıktan sonra yönlerini morfolin kokulu akıntının yukarısına doğru çevirdikleri; buna karşılık, önceden morfolin kokusuna alıştırılmamış bireylerin ise aynı kokulu bölgeye geldiklerinde hiçbir tepki vermeden yollarına devam ettikleri görülmüştür. Bu, Som balıklarını göç yolunu şaşırmadan bulmalarında, "yumurtadan çıktıkları akarsuyun kokusunu belleklerine yerleştirmiş oldukları" şeklindeki görüşü desteklemektedir.

12.1.3. Davranışın Nöral Temeli

Hayvanların dünyayı algılama şekli, sinir sistemlerinin yapısına bağlı bir olaydır. İnsan, ancak belirli frekanslardaki sesleri işitebilmesi, belirli dalga boyları arasındaki ışığı görebilmesi ve koklama duyusuyla, havadaki kimyasal enformasyonu çözümlemesi ölçüsünde dünyayı algılar. Buna karşılık arılar insanın duyamadığı sesleri duyar, ışığın polarizasyonu (titreşimi) yönünde görür, karbon dioksitin ve nemin kokusunu alır ve yerin manyetik alanını duyar; dünyayı da bu özellikleri çerçevesinde algılar.

Bütün bunlar, canlıların dünyayı algılama biçiminin farklı olduğunu ifade ettiği gibi, farklı türdeki canlıların farklı uyaranlara/stimuluslara tepki verdiklerini de ifade etmektedir. Hayvanlarda herhangi bir tepki oluşumunu başlatabilen bu tür uyaranlara, daha önce de belirtildiği üzere, **sign stimulus** adı verilmektedir. Nöronlar, genellikle belirli uyaranları algılayabilecek şekilde özelleşmişlerdir. Örneğin, kurbağanın önünden bir böcek geçtiğinde, böceğin hayali/imajı kurbağanın göz merceğinden geçerek retina üzerine odaklanır. Görüntü retinanın bir grup reseptör hücresi üzerinde hareket ederken, çeşitli sinir impulsları da harekete geçirilir ve çeşitli retina hücrelerinden gelen enformasyonu özel işlemlere tabi tutan gangliyon hücreleri tarafından beyne iletilir. Böylece, kurbağa neyi görürse onu yakalamağa çalışır; yani, görüntünün yatay durumda hareket edip etmemesine bakmaksızın, odaklandığı objenin büyüklüğüne göre, yapışkan dilini fırlatmak suretiyle avını yakalar. Anlaşılacağı üzere, organizmanın uyaranlara karşı aşırı bir duyarlılığa sahip olması nedeniyle, belirli stimuluslar yalnızca belirli davranışları başlatmaktadır. Bu durumda, bir böcek tarafından meydana getirilen sign stimulusa tepki veren ve doğuştan var olan salgılama mekanizması, böceğin dedektör nöronlarının özelleşmiş bir grubu olarak düşünülebilir.

Davranışın nöral temelinin araştırılmasında, bazı hayvanlar oldukça yararlı modeller olabilmektedir. Bu tür hayvanlar nispeten basit bir sinir sistemine sahiptir ve kolaylıkla kaydedilebilen davranış şeklini gösterirler. Örneğin, deniztavşanı olarak bilinen *Aplysia*'nın beyni çok az sayıda fakat oldukça büyük sinir hücrelerinden meydana gelmiştir. Deniztavşanı ile aynı ortamda yaşayan ve onun predatörü (avcısı) olan denizyıldızının salgıladığı bir çeşit **feromonun** kokusu, deniztavşanının beyninde üç grup impuls oluşumuna yol açar; bu impusları değerlendiren beyin, predatörü olan deniz yıldızından **kaçma** şeklinde bir **motor-nöron tepki** verir.

Kaçma davranışının nörobiyolojisinin incelendiği bir diğer uygun organizma olan hamam böceğinde (*Blatta*), **mekanoreseptör** olarak görev yapan **duyu kılları**, abdomenin altıdaki bir uzantı üzerinde yer alır. Bu kıllar havanın mikrodalgalarını algılar ve bu da sinirlere ulaşınca impuls oluşumunu başlatır. İmpuls dev bir **internöron** boyunca ve hızlı bir şekilde torasik gangliona iletilir. Böylece motor nöronlar uyarılarak kaçma hareketi başlatılır. Hava hareketinin algılanması ile kaçma davranışının başlaması arasındaki süre sadece 60 milisaniyedir.

Bir başka model organizma olan sivrisineklerin, özellikle dişisinin kanat titreşimi ile başlatılan yüksek **frekanslı sesler**, erkek sivrisinekleri çiftleşmek için cezbeder. Öte yandan, yarasaların çığlık atması, bazı güvelerde tedbirli olma davranışını başlatır.

12.1.4. Öğrenme ve Hayvan Davranışları

Hayvan davranışlarını çalışan bazı uzmanlar, özellikle karşılaştırmalı psikologlar, ethologların içgüdüsel/genetiksel davranış teorisinin aksine, davranışı şekillendiren temel faktörün **öğrenme** olduğunu ileri sürmektedirler. Onlara göre öğrenme, bir çeşit davranış modifikasyonu olup olgunlaşma/ya da gelişim sonucu olmaktan çok, deneyimler sonucu ortaya çıkmaktadır. Ancak bu uzınanlar, çalışmalarını doğal ortamlar yerine laboratuar koşullarında yürütürler. Oysaki öğrenmenin şekillenmesinde çevresel faktörler de oldukça önemli rol oynamaktadır. Bu nedenle, burada önce öğrenmenin genetik temeli incelenecek, çevresel faktörlerin öğrenme üzerine etkilerine ise daha sonra değinilecektir.

Davranışın şekillenmesinde hem genetiksel ve hem de çevresel faktörlerin rol oynadığı, yaklaşık 30 yıl önceki araştırmalarla ortaya konulmuştur. Bazı hayvanlar, gelecek dönemlerinde belirli ilişkiler

geliştirme yeteneğine doğuştan sahiptir. Örneğin, ratlar koku ile besin arasındaki ilişkiyi çok kolay bir şekilde öğrenir fakat ses ya da renk ile besin arasında bir ilişki kurmayı başaramazlar. Güvercinler renk ile besin arasında ilişkiyi kolaylıkla kurarken ses ile besin arasında ilişki kuramazlar; onlar ses ile tehlike arasında ilişki kurar fakat renk ile tehlike arasında ilişki kuramazlar. Ses, predatör tehdidinin iyi bir habercisi olup sese karşı verilen uçma tepkisi de uygun bir **adaptif** cevaptır.

Bütün bu örneklerden çıkarılacak sonuç, hayvanların spesifik uyaranları tanıma ve spesifik koşullarda özel davranış tarzını denemek için içgüdüsel/genetiksel olarak önceden hazırlıklı olduklarıdır.

Bir kapalı kutu içerisindeki ratlar, besin için bir manivelaya basmayı öğrenir fakat elektrik şokundan sakınmak için aynı manivelaya basmayı öğrenemezler; buna karşılık, elektrik şokundan sakınmak için sıçramayı öğrenebilir, ancak besine ulaşmak için sıçramayı öğrenemezler. Bunların anlamı, hayvanların bazı şeyleri, diğer şeylere göre öğrenmeye doğuştan programlanmış olmalarıdır. Bu programlar öğrenmenin sınırlarını tayin eder. Doğuştan var olan bu programlar, adaptif tepkileri temsil etmeleri nedeniyle evrimsel süreçte ortaya çıkmışlardır. Başka bir ifadeyle, evrim içgüdüsel/genetiksel davranışı adaptif tepkiye yönlendirmiştir. Geceleri avlanan ve oldukça gelişmiş bir koku alma duyusuna sahip olan ratlar, kendileri için tehlikeli olan besinleri renklerinden ziyade kokularıyla daha iyi tanımaktadırlar.

Öğrenmede genetik yapının rolünü ortaya koymak için yapılan çok önemli çalışmalardan bir tanesi, P. Marler tarafından, beyaz taçlı serçeler (*Passer domesticus*) ile gerçekleştirilmiştir. Marler, beyaz taçlı erkek serçelerin kur yapma sırasında çıkardıkları sesi nasıl kazandıklarını ortaya koymak için yaptığı denemede, ses geçirmeyecek şekilde hazırlanan bir kutuya bir mikrofon ve bir de hoparlör monte etmiştir. Kutunun içerisine büyümekte olan erkek serçe yavrularını yerleştirerek, onların erişkin duruma geçerken neyi işittiklerini tamamen kontrol altına aldığı gibi, erişkin duruma geldiklerinde çıkardıkları seslerini de bir teyp kasetine kaydetti. Büyüme sırasında hiç erişkin erkek sesi duymamış yavruların erişkin duruma geldiklerinde çok zayıf bir ötme sesi çıkardıkları; deney sırasında teyp vasıtasıyla dışarıdan akraba bir türün erkek sesi verilmiş yavruların erişkin duruma geldiklerinde yine zayıf bir ötme sesi çıkardıkları; ancak, büyüme sırasında teypten hem beyaz taçlı ve hem de akraba türün erkeklerinin sesi birlikte verilen yavruların ise

erişkin duruma geldiklerinde, tamamen beyaz taçlı erkek serçenin sesini geliştirdiği saptanmıştır.

Marler'in bu çalışmalarının sonucu, "kuşların bir **genetik kalıba**/içgüdüsel programa sahip olduğu ve bu programın uygun ötme/ses çıkarma şeklini öğrenmeyi sağladığı" şeklinde yorumlanmaktadır. Her ne kadar ötmenin gelişmesi öğrenmeye bağlı görünmekteyse de, yalnızca doğru türün ötüşün öğrenilebildiği gözden kaçırılmamalıdır.

12.1.5. Hayvan Davranışlarının Fizyolojik Temeli

Davranışla ilgili olarak buraya kadar anlatılanlardan anlaşılacağı gibi, ethologlar, davranışın şekillenmesinde içgüdünün/genetiğin rolünü öne çıkarmaktadır. Buna karşılık **fizyologlar** ise, davranışı kontrol eden dâhili faktörlerle ilgili çalışmaları görmezlikten gelmeleri iddiasıyla ethologları eleştirmektedirler. Ethologlar, erkek bireylerin belirli bir sahayı savunmalarını ve yalnızca çiftleşme sezonunda şarkı ötmelerini "kuşların yalnızca doğru motivasyon durumunda ya da uygun ruhsal durumda şarkı söylemeleriyle" açıklamaktadırlar. Fizyologlar, bu ifadelerin ne anlama geldiğini sormakta ve bu tür ifadelerin **karakutu kavramlar** olduğunu ifade etmektedirler. Fizyologlar, bilinmezliğini koruyan karakutu kavramların bazı dâhili mekanizmalarla yürütülen olayları içerdiğini öne sürermektedirler..

12.1.5.1. Üreme Davranışları

Özellikle kuşlar ve memelilerde görülen öyle davranış şekilleri vardır ki, bunları sadece içgüdüyle açıklamak mümkün olmadığı gibi, çok daha fazla bilgiye de gereksinim gösterirler. Kuşlar, ratlar, kertenkeleler ve diğer bazı hayvanların çiftleşme davranışları üzerine yapılan fizyolojik çalışmalar, bu tür davranışların kontrolünde **hormonların** çok önemli rol oynadığını ortaya koymuştur. Üreme davranışlarında, hormonlar gerekli motivasyon için önemli bir **kimyasal temel** sağlamaktadır. Hayvanların üreme sezonları, genellikle gün uzunluğu oldukça fazla olan yaz mevsimi olup bu dönemde görülen **kur yapma davranışları**'nın başlatılmasını hipotalamus, hipofiz, yumurtalık ve testisler gibi **endokrin bezlerden** salgılanan hormonların tetiklediği, denemelerle kanıtlanmıştır. Bu hormonlardan özellikle yumurtalıklarca salgılanan **östrojen** ve testislerce salgılanan **testosteronun,** beyne iletilmesiyle üreme davranışları başlatılmaktadır.

Kuşun ötmesi ve belirli bir sahayı savunma davranışı, erkeğin testosteron düzeyine bağlı olduğu gibi, dişilerin kur yapan erkeği kabul etmesi de kendi östrojen miktarına bağlıdır. Üreme/kur yapma davranışlarını başlatan hormonların, genç yavru bireylerin büyümesi için yılın uygun koşullarının (sıcaklık ve gün uzunluğu gibi) hüküm sürdüğü yaz sezonunda sentezlenmesi **adaptif** bir özelliktir. Hormon sentezinin başlatılmasının, bu hormonların sentezinden sorumlu genlerin aktif hale geçmesiyle ilgili olduğu da göz ardı edilmemelidir.

12.1.5.2. Ritmik Davranışlar

Pek çok hayvan, yıl içerisinde düzenli değişim gösteren davranışlara sahiptir. Kazların yağmur mevsiminde güney bölgelere göç etmesi, kuşların sabahın erken saatlerinde ötmesi, yarasaların genellikle geceleri yuvalarından dışarı çıkması, insanların geceleri uyuyup gündüzleri çeşitli aktiviteler göstermesi bu tür davranışların en dikkat çekici olanlarıdır. Düzenli bir şekilde tekrarlanan ve **ritmik davranışlar** olarak isimlendirilen bu davranışların, hem **endojen** (dâhili) ve hem de **ekzojen** (harici) **faktörlere** bağlı olduğu denemelerle gösterilmiştir.

Endojen ritimler ile ilgili çalışmaların büyük bir çoğunluğu, uyku gibi günlük döngüye kilitlenmiş gözüken davranışlar üzerine yoğunlaşmıştır. Bu davranışların pek çoğu güçlü bir endojen elemana sahiptir ve sanki bir **biyolojik saat** tarafından yürütülür. Çevresel bir uyaran olmadığı zaman, davranışlar düzenli bir döngü halinde devam eder. Ekzojen uyaranlar olmadığı zaman bile meydana gelen 24 saatlik endojen ritimler **sirkadian/günlük ritimler** olarak isimlendirilir. Örneğin, bütün meyve sineklerinin pupaları, bir haftalık gelişim süreleri boyunca tamamen karanlıkta tutulsalar bile, yine de pupadan sabahın erken saatlerinde çıkmaktadır. Onlar dâhili bir saatle işleyen zamanı dikkate alırlar ki, böyle bir model tek bir gen tarafından kontrol edilir.

Pek çok biyolojik saat ritimleri, çevreninkiyle her zaman kesin bir uyum göstermeyebilir; bu nedenle, gerçek dünya koşullarındaki değişim ile uygun zamanlı davranışları sürdürebilmek için bir ekzojen uyaran gerekli olur. Bu tarz bir çevresel uyaran, biyolojik saatin tekrar ayarlanmasını sağlar. Sirkadian ritimlerin ayarlanmasını sağlayan en genel uyaranların başında ışık gelir.

İnsanlarda en belirgin sirkadian ritim **uyku – aktivite döngüsü**'dür. Yapılan kontrollü denemelere gönüllü olarak katılan bir grup insan, tamamen yapay ışıkla aydınlatılmış ve dolayısıyla güneş ışığından izole edilmiş ve herhangi bir dış uyaranın olmadığı bodrum katlarında aylarca tutulmuşlardır. Bunların pek çoğunun 25 saatlik bir uyku – aktivite döngüsünü benimsediği, bazılarında bu periyodun 50 saate çıktığı ve her peryotda 14 saat uykuda + 36 saat aktif durumda kalabildikleri görülmüştür. Oysaki gerçek dünya da gündüz – gece döngüsü, biyolojik saatle 24 saatlik biyolojik döngüye ayarlanmaktadır.

Öte yandan, bek çok önemli biyolojik ritimin 24 saatten daha uzun süren döngülere sahip olduğu bilinmektedir. **Üreme, hibernasyon** (kış uykusu) ve **göç** bir yıllık döngülerde tamamlanan davranışlar olup **sirkannual/yıllık ritimler** olarak isimlendirilir. Bu davranışların, gün uzunluğu gibi ekzojen faktörlere kilitlenmiş hormonlar ve diğer fizyolojik değişimlerle düzenlendiği görülmektedir. Sirkannual ritmin temelini oluşturan endojen biyolojik saatın kapsamı ne yazık ki henüz tam olarak aydınlatılamamıştır.

12.2. HAYVANSAL SİNYALLER VE HAYVANLAR ARASI İLETİŞİM

Doğal ortamlarda bazı hayvanlar gruplar halinde yaşarken, pek çok hayvan da tek başına yaşamaktadır. Tek başına yaşayan hayvanlar, kendi türünün diğer üyeleri ile ancak çiftleşme dönemlerinde bir araya gelir. Bir arya gelen hayvanlar, karşı cinsin çiftleşmeye hazır olanını bulmak zorundadır. Bu problemi çözmeyi başarabilen hayvanlar arasında **ilk komünikasyon** (iletişim/ haberleşme) kurulmuş demektir.

Hayvanlar arasında, ilk komünikasyonun kurulmasından sonra, yaygın bir sinyal çeşitliliğinin gelişmesiyle haberleşme, predatörlerin varlığı ile besin kaynaklarının yerinin saptanmasından hayvanın ruhsal durumuna, hatta amacının ve sosyal grup halinde yaşayanlarda hiyerarşi içerisindeki yerinin belirlenmesine kadar, pek çok alanda yararlı olmaya başlamıştır. Dolayısıyla, haberleşmenin gelişmesi **adaptif** bir değer taşımaktadır.

12.2.1. Hayvanlar Arası Haberleşmede Rol Oynayan Başlıca Sinyaller

Sinyal, özel bazı davranışlar aracılığıyla, diğer bir hayvana bilginin aktarılması olup bilgi aktarılan hayvanda davranış değişimine sebep

olur. Sinyalin alınması, nakledilmesi ve ona karşı bir tepkinin oluşması, hayvanlar arası ilişkilerin temel elemanı olan iletişimin kurulmasını sağlar. Her ne kadar çevre, tüm iletişim sistemlerine önemli katkılar sağlamaktaysa da, söz konusu sistemlerin bazı özellikleri güçlü genetik kontrol altındadır.

Hayvanlar arası haberleşmede kullanılan başlıca sinyal çeşitleri **vizual** (görmeye dayalı), **akustik** (sese dayalı), **olfaktori** (kimyasal/ya da kokuya dayalı), **tactil** (dokunmaya dayalı) ve **elektriksel** olanlarıdır. Bilginin nakledilmesinde kullanılan sinyal çeşidi, hayvanın yaşam tarzı ve ortamı ile yakından ilişkilidir. Örneğin, pek çok karasal memeli **nokturnal** (gececil) olup bunlarda görmeye dayalı sinyaller pek fazla etkili değildir fakat koklamaya ve işitmeye dayalı sinyaller oldukça etkilidir. Kuşlar ise genellikle **diurnal** (gündüzcül) olup bunlarda görmeye dayalı görsel ve işitsel sinyaller daha etkidir fakat kokuya dayalı sinyaller nispeten daha zayıftır. Pek çok memeliden farklı olarak insanlar diurnaldir ve kuşlarda olduğu gibi görsel ve işitsel sinyaller daha etkilidir. Hayvansal iletişim ile ilgili olarak yapılan çalışmaların büyük bir çoğunluğu, bilginin/ ya da mesajın iletilmesini sağlayan sinyalin ortaya konması ve onun yapısının analiz edilmesine yöneliktir.

12.2.1.1. Kimyasal Haberleşme

Pek çok hayvan vücut dışına salgıladığı ve kendine özgü kokusu olan **feromon** adlı kimyasal bir madde aracılığı ile iletişim kurmaktadır. Pek çok durumda, feromonların salgılanması ve hayvanların bunlara tepki vermesi genetik olarak kontrol edilir. Feromonlar, özellikle memeliler ve böcekler arasında yaygın olup genellikle **üreme davranışlarında** kullanılırlar. Birçok güvenin kilometrelerce uzaklıktaki çiftleşeceği eşini cezp edebilmesi, salgıladığı feromonlarla mümkün olmaktadır. Feromonların salgılanmasıyla da kur yapma davranışları başlatılmaktadır.

Bal arısı kovanında, kraliçe ve kızları (işçi arılar) tarafından salgılanan feromonlar, oldukça karmaşık olan kovan içerisindeki düzenin/hiyerarşinin kurulması ve korunmasında rol oynamaktadır. Öte yandan, erkek arılar kovanın dışında iken salgıladığı feromonlar vasıtasıyla cezp ettikleri dişi/kraliçe arı ile çiftleşmeyi gerçekleştirir. Başta ipek böceği olmak üzere, pek çok kelebek türünde, dişilerin salgıladığı feromonlar, erkeklerin kendilerini bulmalarını ve sonunda çiftleşme olayının gerçekleştirilmesini sağlamaktadır. Feromonlar kın kanatlılar, sucul omurgasızlar ve memelilerde haberleşmenin en

önemli kimyasal maddesidir. Bütün bu gruplarda feromonun kokusu, türün çiftleşeceği potansiyel eşini, cinsiyetini, üremeye hazır olup olmadığını mümkün kılar.

12.2.1.2. Görsel Haberleşme

Kın kanatlılar ordosuna dâhil ateş böcekleri, bazı flaş modellerini (aralıklarla çıkardıkları **ışık sinyallerini**) kullanarak çok uzaklardaki diğer ateş böceklerinin kendilerini görmelerini sağlar. Erkekler türe özgü şifreli parlamanın olduğu yere doğru hızlı bir şekilde uçarken, dişiler bitkiler üzerinde bekler ve tekrar ışık sinyali vererek erkeklere cevap verirler.

12.2.1.3. İşitsel Haberleşme

Çekirgeler, cırcır böcekleri, sivrisinekler ve kurbağalar gibi bazı hayvanlar, ateş böceğinin haberleşme modelinin işitsel versiyonlarını kullanırlar. Kurbağalar ve cırcır böcekleri, davetkâr sesler çıkararak (bir anlamda **aşk şarkıları** söyleyerek) karşı cinse yerlerini bildirirler. Kuşlar ve memeliler, ince frekanslarda ses çıkarabilmeleri sayesinde, farklı anlamlara gelen mesajlarının iletimini, farklı ses frekanslarını kullanmak suretiyle gerçekleştirmektedirler. Kuşlarda genellikle şarkı söyleyen erkek, dinleyen ise dişi bireylerdir. Öte yandan, *Drosophila* türlerinde erkekler kanatlarını titreştirerek ses çıkarır ve dişiler kendi türünün erkeklerinin çıkardığı sesleri kanat vuruşlarının aralıkları, sesin ritmi ve ses aralıklarının uzunluğu gibi ayrıntılar sayesinde tanırlar. Yapılan deneysel çalışmalar, *Drosophila*'da sesin/sinyalin yapısının genetiksel olarak kontrol edildiğini ve güçlü bir **selektif baskı** altında olduğunu göstermiştir.

12.2.1.4. Hayvanlarda Risk Alma, Aldatma ve Aldanma Davranışları

Çiftleşme davranışında rol alan sinyaller, predatörlerin cezp edilmesi riskini de taşır. Kur yapma ötüşünü gerçekleştiren yeşilçekirgeler ve kurbağalar, kendi predatörleri olan yarasaların da dikkatini çekerken, ötüşen cırcır böcekleri de bazı parazit sineklerin kendilerine doğru yönlenmesine sebep olurlar. Bu gibi durumlarda, çiftleşme gösterisi erkekler için bir **risk** olup ölümle sonuçlanabilir. Bu örnekte çiftleşme bir genetik intihar olduğuna göre, pek çok erkek kurbağa ve cırcır böceği gösteri yapmamayı tercih eder, fakat uğrayacakları kaybı,

gösteri yapan bir erkeğin yanına saklanarak onların cezp ettiği dişilerle çiftleşerek telafi ederler ki, bu bir **aldatma davranışıdır**.

Bu gibi aldatıcıların varlığı, eşeysel iletişimin her iki grubun karşılıklı yararına işlemesinin zorunlu olmadığını göstermektedir. Anlaşılacağı gibi, insanların aşkta ve savaşta her şey mubahtır kuralı doğada da aynen işlemektedir. Bir Odonat cinsinin erkeği avladığı küçük böcekleri, kendisini cezbeden dişiye evlilik hediyesi gibi sunar; dişi sunulan avı yerken erkek onu yakalar ve çiftleşir ki, bu durumda dişi **aldanan** olmuştur. Bazı erkekler ise, avı aramak ve yakalamak için ne zaman ne da enerji harcarlar; bunun yerine, dişiden gelen sinyali almış bir başka erkeğin yanına yaklaşır, ona bir av götürüyormuş gibi yapar ve bir dişi gibi davranarak onu bulunduğu yerden uzaklaştırmaya çalışır. Böylece, önceki erkeğin sinyalini almış ve oraya gelen dişi ile çiftleşir.

12.2.2. Sosyal Gruplarda İletişim

Pek çok böcek, balık, kuş ve memeli hayvan sosyal gruplar halinde yaşar ve aynı grubun üyeleri arasında bilgi alış verişi olur. Yüksek düzeyde sosyalleşmiş hayvanlar arasında bireylerin ruhsal durumunu ya da niyetlerini anlatmak için gerek duydukları sinyallere göre, iletişimde yeni karmaşık ilişkiler ortaya çıkar. Böylece, avlanma ya da predatörlerden kaçma koordine edilir.

12.2.2.1. Bal Arıları ve Karıncalarda İletişim

Bal arıları ve karıncaları gibi sosyal böcekler, **alarm feromonları** olarak isimlendirilen kimyasal maddeleri salgılar. Alarm feromonları kaçma davranışlarını başlatır. Karıncalar, ayrıca, **iz sürme feromonları'**nı yuva ile besin kaynağı arasındaki yola bırakarak yiyecek toplama süresince işbirliğinin sağlanmasını gerçekleştirirler.

Bal arıları oldukça kompleks bir **dans lisanına** sahiptir ve bu lisan sayesinde işçi arların nektar bakımından zengin olan kaynaklara doğru yönlendirilmeleri sağlanmaktadır. Dans lisanının şifrelerini ilk kez 1945 yılında çözmeye çalışan K. von Frish, farklı lokasyonlarda yaşayan iki grubun dansları arasındaki farkları gözleyerek işe başlamıştır. Dansın temelinde, nektar toplayan arının vücudunu bir yandan diğer yana sallaması ve aynı zamanda katlanmış durumdaki kanatlarını titreştirerek bir patlama sesi çıkarması yatmaktadır. Öteki işçi arıların besin/nektar kaynağının bulunduğu yerde toplanmalarını

sağlayacak bilgi, bu akustik sallanma hareketi ile mümkün olur. Akustik sallanma sırasında arının baş kısmı güneşe doğrudur ve dans besin kaynağı ile güneş arsında belirli bir açı oluşturularak sürdürülür. Eğer besin güneşin soluna doğru 45^0'lik açı yapacak bir yerde bulunuyorsa, dans düşey doğrultunun soluna doğru 45^0'lik açı yapacak pozisyonda sürdürülür. Besin kaynağının uzaklığı ise, sallanma süresi ve sallanma sayısı ile belirtilir. Her sallanma, uzaklıkta bir birime karşılık gelir. K. von Frish, bu birimin 40 metre olduğunu saptamıştır.

Farklı alt türlerin meydana getirdiği bir kolonide büyütülen diğer alt türe ait arıların, kovandaki dansları yanlış yorumlaması ve arıları önceden her hangi bir deneyimleri olmaksızın kendi türünün danslarını ezbere bilmeleri, yaptıkları sallanma ve titreşim modelinin tamamen içgüdüsel/genetiksel olduğunu gösterir.

Gerek uzayda ve gerekse zamanda objelerin yerini belirtmesinin yanında sembolik olması nedeniyle, dans ile haberleşme sistemi bir **lisan/dil** olarak kabul edilmektedir. Gerçekte aşağı, yukarı, sağa, sola gibi kelimeler belirli bir noktaya göre yönü belirtmek için keyfi olarak seçilmiş sembollerdir ve biz insanların kullandığı lisan da bir **semboller sisteminden** oluşmaktadır.

12.2.2.2. Memeli ve Kuş Topluluklarında İletişim

Pek çok memeli topluluğunda, topluluğun bazı üyeleri **muhafızlık** yapar, açıkçası predatörlerin saldırısına karşılık **gözcülük** eder. Gözcüler, her hangi bir tehlike anında bir **alarm çağlığı** attığı zaman, grubun diğer üyeleri bu alarmı duyar duymaz kaçarak ya da sığınaklarına girerek tehlikeden kendilerini korurlar. Örneğin, bir memeli grubu olan mirketler açık arazide avlanırken veya besin ararlarken, grubun bazı üyeleri arka ayakları üzerine dikilerek ve başlarını sürekli olarak sağa sola döndürerek avcı kuşları gözler. Eğer bir yırtıcı kuşu görürlerse, yüksek sesle çığlık atarak grubu uyarırlar. Alarmı duyan grup üyeleri toprak içerisindeki yuvalarına kaçıp saklanırken, gözcülük yapan üyeler, ne yazık ki çoğunlukla predatöre yem olmaktan kurtulamazlar. Ne fedakarlık değil mi?

Duruş ve yüz hareketleri pek çok memeli ve kuşun iletişim sisteminde önemli bir rol oynar. Örneğin, köpeklerin yarı çömelik pozisyonda iken kuyruk sallaması bir istekte bulundukları anlamına gelir. Yüz kaslarının kasılması ve hafiften hırlaması diğer köpeklere kızgınlık ve korku salma ifadesidir. Bu kısa süreli havlamalar, akustik sinyaller ile

birlikte gerçekleştirildiğinde daha da güçlendirilmiş olur. Hayvanların bu tür vizual mesajları tanıma ve deşifre etme kapasitesi, nöral mekanizmalarının gelişmişlik dereceleriyle yakından ilgilidir.

Öte yandan, pek çok kuş türünde, yavruların beslenmesi erkek ve dişi ebeveynlerin birkaç hafta boyunca birlikte çalışmalarıyla gerçekleştirilir. Kış mevsiminde ise, penguenlerde olduğu gibi, ebeveynler ile yavruları beslenmek ve korunmak için sürüler halinde bir araya gelirler.

12.2.2.3. Primat Toplulukları ve İnsanlarda İletişim

Bazı primatlar kartallar, leoparlar ve yılanlar gibi potansiyel predatörlerin kimliğini bildirecek bir **vokabülere** (kelime bilgisine) sahiptir. Şempanzeler ve goriller, soyut kavramları haber vermek için çok sayıda sembolü tanımayı ve kullanmayı öğrenebilmektedir. Hatta şempanzeler değişik besinler ile bu besinleri temsil eden bazı semboller arasındaki bağı çabucak öğrenmekte ve hangi besini istediğini, bilgisayar üzerindeki doğru sembole basarak belirtmektedir. Ne var ki, bu hayvanlar sembolleri cümleye dönüştüremezler. Bu tür bir dönüştürme işlemi, kompleks bir beyin yapısını gerektirir ve böylesi bir beyin yalnızca insanlarda bulunmaktadır.

Lisan insanlarda erken yaşlarda gelişir. Yeni doğan bebekler, insanın konuşmasının karakteristik ahenkli seslerini tanımaya doğuştan programlanmıştır; dolayısıyla, büyüme sırasında, dünyayı dolduran diğer bütün sesleri, sanki duymazlıktan gelirler. Bebekler, insan seslerini deneme-yanılma yoluyla öğrenirler.

İnsanlar arasında pek çok farklı dil konuşulmakla beraber, bu farklı dillerin arasında pek çok yapısal benzerlik de bulunmaktadır. İngilizce, Fransızca, Japonca ya da Türkçe arasındaki farklılıklar öğrenilebilirdir; insanların konuştuğu bütün diller 40 ahenkli ses takımından çıkarılmıştır, dolayısıyla diller arası farklılıkları yalnızca insanlar öğrenebilir. Örneğin, İngilizcede 40 ahenkli ses takımından yalnızca 2 düzinesi kullanılmaktadır ve ahenkli seslerin tamamı, normal insan yavrusu tarafından ayırt edebilecek niteliktedir.

Pek çok insan, gençken belirli bir lisanı öğrenir. Bebeklik döneminde bazı ahenkli sesleri duymamış çocuklar erişkin duruma geldiklerinde, önceden duymadıkları bu sesleri ayırt etmekte ve çıkarmakta zorlanırlar. Amerikalıların gırtlaktan konuşulan Fransızcadaki "**r**" harfini söyleyememesi, Fransızların İngilizcedeki "**the**", "**with**", "**z**"

seslerini birbirlerine karıştırması ve Japon Yerlilerinin İngilizcedeki "r" yerine "l" harfini kullanmaları, bebeklik dönemlerinde bu sesleri hiç duymamış olmalarından ileri gelmektedir. Çocuklar binlerce kelimelik vokabüleri kolayca ve hızlı bir şekilde öğrenebilirler ki, bu öğrenme yeteneğinin genetik olarak programlanmış olduğunu da gösterir. İnsanlar arası iletişimin başlıca kanalının lisan/dil olduğu bir gerçektir; ancak, koku ve sözel olmayan diğer sinyallerin de (vücut dili gibi) önemli olduğunu göz ardı edilmemelidir. Karmaşık bir sosyal yapısı ve aynı zamanda gelişmiş bir zekaya sahip olan insan organizmasındaki bileşik sinyallerin nispi katkısını açığa çıkarmak oldukça zordur.

12.3. EKOLOJİ ÖĞRENME VE DAVRANIŞ

Çevresel koşulların davranışı etkilediğinin en güçlü göstergelerinden biri öğrenmedir; açıkçası, davranış modifikasyonunun spesifik deneyimlere dayanmasıdır. **Öğrenilmiş davranışlar**, imprinting gibi çok basitten oldukça kompleks olanlarına kadar geniş bir yelpaze gösterir. İmprinting davranış, belirli bir bireyi izleyen genç yavrunun onu kendi ebeveyni olarak tanımasıdır. Öğrenilmiş davranışların iki temel kategorisi saptanmıştır. Bunların birincisi, hayvanın iki stimulus ya da bir stimulus ile tepki arasında ilişki kurmasını gerektirmeyen ve basit bir öğrenme şekli olan **nonassosiyatif/habituasyon**, ikincisi ise iki stimulus ya da bir stimulus ile tepki arasında merkezi sinir sisteminin ilişki kurmasını gerektiren **assosiyatif öğrenme**'dir. Bunların dışında, **kavrama ve problem çözme, besin/yiyecek arama davranışları, savunma davranışları** da ekolojik davranışlardandır.

12.3.1. Nonassosiyatif/Habituasyon (Alışma)

Alışkanlık, bir stimulusa tepki vermeksizin öğrenmedir. Pek çok durumda, ilk kez karşılaşılan stimulus güçlü bir tepki uyandırır, fakat daha sonra aynı stimulusla sık sık karşılaşıldığında tepkinin şiddeti giderek azalır. Örneğin, genç bir kuş birçok objeyi yukarıdan görür. İlk gördüklerinde yavru kuşlar yere çömelir ve tepki vermek üzere bekler. Bu objelerden bazıları, örneğin ağaçlardan düşmekte olan yapraklar ya da kendi türünün uçmakta olan bireyleri, çok sık görülür ve bunların genç kuş için pozitif veya negatif bir etkisi yoktur. Zamanla, genç kuş bu uyaranlara tepki vermez duruma gelir, yani bu stimuluslara alışır. Sonuçta, habituasyon hayvanın sinir sisteminin stimulus üzerine odaklanmasına izin vermesi sayesinde uyumu

artırır; bunun anlamının besin varlığı, çiftleşme sinyali gibi uyaranların hayvanın hayatta kalma ve çoğalmasına katkıda bulunmasıdır.

12.3.2. Assosiyatif Öğrenme (Şartlanma)

Bu öğrenme şekli, alışkanlıktan daha kompleks bir olaydır. Deniztavşanı gibi omurgasız hayvanlarla yapılan denemeler, hepsinde değilse bile, bazı durumlarda assosiyatif davranışların daha basit olan nonassosiyatif elemanların bir araya gelmesiyle oluştuğu gösterilmiştir.

Assosiyatif öğrenme ve onun nörobiyolojik temelleri, *Drosophila melanogaster*'de (Meyve sineği) ayrıntılı bir şekilde çalışılmıştır. Yaklaşık 40 yıl önce, Amerikalı bir araştırma ekibi, meyve sineklerine hava ile taşınan bir kokudan uzak durmayı öğrettiler ve daha sonra çiftleşme sırasında onlara alıştırıldıkları koku ile birlikte elektrik şoku uyguladılar. Bu, assosiyatif öğrenmenin **klasik şartlanma** olarak isimlendirilen tipinin bir örneğidir. Bu yolla meyve sinekleri, 24 saatlik sürede belirli bir kokudan uzak durmayı öğrenmişlerdir. Bu tip öğrenme, özellikle balıklar ve sucul böceklerde çok iyi çalışılmıştır. Bu hayvanlarda, belirli bir kokuya şartlandırma, aynı veya benzer kokular salgılayan predatörlerinden uzak durma konusunda yardımcı avantaj sağlamaktadır. Assosiyatif öğrenmenin diğer tipi **operant şartlanma** olup aynı zamanda **deneme-yanılma yoluyla öğrenme** olarak da isimlendirilmektedir.

12.3.2.1. Klasik Şartlanma

Klasik şartlanmayı en iyi çalışan kişi, Rus Fizyolog İ. Pavlov'dur. Besin gördüklerinde köpekler tarafından meydana getirilen salyanın miktarını ölçmeye çalışan Pavlov, denemeleri sırasında, köpeğin besini görmesinden hemen önce, onu besinle ilgisi olmayan ışık verilmesi veya zil çalınması gibi uyaranları maruz bırakmış ve hemen arkasından da besin vermiştir. Bir süre sonra, köpek bu ikincil uyaran ile besin arasında bir ilişki kurmayı öğrenmiş; bir süre sonra sadece ışık verildiğinde ya da zil çalındığında, yiyecek verileceğini sanarak salgı salgılamaya başlamıştır. Açıkçası köpek bu durumda **şartlandırılmış** olmaktadır.

12.3.2.2. Operant Şartlanma

Bu şartlanma modelinde deneme-yanılma yoluyla öğrenme esastır. B. F. Skinner, kendisinin hazırladığı ve 30 farklı tercih noktası bulunan bir labirentte, bir rat'ın ya da karıncanın öğrenme yeteneğini çalışmıştır. Labirentteki hayvanların hareketlerini izleyen Skinner, pek çok hayvanın, davranışlarının sonuçlarını deneyerek ve davranışlarını değiştirerek, yani **deneme-yanılma** yoluyla öğrendiği sonucuna ulaşmıştır. Araştırmacılar, bir hayvana laboratuarda belirli bir davranış geliştirmeyi öğretebilmektedirler; doğada ise hayvanlar bunu kendileri öğrenmektedir.

Deneme-yanılma yoluyla öğrenme, hayvanlara içgüdüsel olmayan motor davranışlar kazandırdığı için onlara önemli avantajlar sağlamaktadır. Örneğin, bitki tohumları ile beslenen bir kuş, çevresindeki farklı cins tohumları toplama, onları kırarak açma ve taneleri kabuktan ayırma ile ilgili motor programlara doğuştan sahip değildir. Buna karşılık kuş, tohum benzeri objeleri doğuştan tanıma yeteneğindedir. Yaşamında ilk kez bir ayçiçeği tohumuyla karşılaşan ispinoz türü bir kuş, tohumu gagası ve diliyle defalarca evirir-çevirir ve eninde sonunda kabuğunu açıp içerisindeki besine ulaşmayı başarır. Bu başarı kuşa bir ödül gibi gelir ve başka tohumları açınayı denemesi için bir motivasyon sağlar. Bu sırada ispinoz, deneme-yanılma sırasında kas hareketlerinin tohumu elde etmesinde yardımcı olduğunu keşfeder. Tohumların başarılı bir şekilde açılmasıyla kazanılan deneyim, kuşun hasat etme davranışının giderek daha hızlı ve etkin bir şekilde gerçekleşmesine olanak verir. Bütün bunlar, eninde sonunda otomatik hale, yani **öğrenilmiş motor program** haline gelir.

12.3.3. Kavrama ve Problem Çözme

Kavrama, bir hayvanın sinir sisteminin bir şeyin fakına varma, depolama, işleme ve duyu reseptörleriyle kazanılan bilgiyi kullanma yeteneğidir. Kavramanın çalışılması, hayvanın sinir sistemi ile davranışı arasındaki ilişkinin incelenmesidir.

Bir hayvanın her hangi bir problemi çözmesini gözlemek, hayvanın sinir sisteminin bilgiyi işlemek için temel bir yeteneğe sahip olduğunu fark etmememize olanak verir. Eğer bir şempanze, tavanına kendisinin ulaşamayacağı yükseklikte birkaç muzun asıldığı ve tabanına da çeşitli kutuların rasgele bırakıldığı bir odaya kapatılırsa, şempanze yüksekliğin mesafesini tahmin ederek muza yetişebileceği

yüksekliğe kadar yerdeki kutuları üst üste yığar. Böylece yemesini çok sevdiği muza ulaşır ve onu aslı olduğu yerden alır. Bu, şempanzenin **problemi görme** ve **çözme** davranışıdır. Bu gibi problemi çözme davranışı, bazı memelilerde, özellikle primatlar ve yunus balıklarında oldukça gelişmiştir. Konu ile ilgili dikkate değer örnekler bazı kuş türlerinde ve özellikle kargalar ile kuzgunlarda görülmektedir. Bir grup araştırmaca, bir et parçasını bir ipin ucuna bağladıktan sora bir direğe asmışlardır. Direğin tepesine konan kuzgun bir ayağı ile ipi çekerek et parçasını kendine yaklaştırırken, diğer ayağı ile de besini yakalamayı başarmıştır. Bir anlamda, besine ulaşma problemini çözmüştür.

Problem çözmede pek çok hayvanın kullandığı en güçlü yöntem, diğer bireylerin davranışlarını izlemektir. T. Matsuzawa yaptığı uzun süreli araştırmaları sonucunda, şempanzelerin problem çözmeyi diğer şempanzelerin davranışları kopya ederek öğrendiklerini ortaya koymuştur. Örneğin, genç yabanıl şempanzeler, yağlı palmiye tohumlarını kırmak için iki ayrı taşı örs ve çekiç gibi kullanmayı, bu yöntemi sık sık kullanan deneyimli şempanzeleri izleyerek öğrenmektedirler.

12.3.4. Besin/Yiyecek Arama Davranışları

Hayvanların hayatta kalma ve üreme başarısında beslenmenin önemli bir yeri olması nedeniyle, doğal seleksiyonun davranışı rafine ederek beslenmenin etkinliğini güçlendirdiği düşünülmektedir. **Yiyecek elde etme davranışı** sadece beslenmeyi içermekle kalmaz, fakat hayvanın besinini araştırma, tanıma ve elde etme mekanizmalarını da kapsar. Optimal besin teorisi, predatörün besini elde etmesi sırasında alacağı risk ve kazanacağı enerjiyi dikkate alır. Bu teoriye göre, doğal seleksiyon besini elde etme davranışı sırasında, besin için harcanan enerjiyi en alt düzeye, elde edilecek faydayı en yüksek dereceye çıkarma yönünde işler.

Hayvanlar arasında çok çeşitli beslenme davranışları gelişmiş olup bunlar hayvanın neyi yiyeceğini ve onu nasıl bulacağını belirler. Bazı beslenme davranışlarında, avın aktif olarak yakalanması esastır. Bukalemun, avı olan böceğin üzerine uzun ve yapışkan dilini fırlatarak onu yakalar ve dilini kıvırarak böceğin ağzına gelmesini sağlar. Aslanlar grup halinde avlanırlar; grubun bazı üyeleri antilopları kovalarken, diğerleri pusuda bekler ve yaklaşan avın üzerine atlayarak onu yakalar. Örümcek gibi bazı hayvanlar ise,

avlarını yakalamak için ördükleri ağlarını bir tuzak gibi kullanır ve ağa takılan böcekleri yerler.

Hayvanların beslenme davranışlarını iki büyük grup halinde toplamak mümkündür. Bazı hayvanlar, beslenme bakımından aşırı derecede spesiyalize olmuşlarken, yani yalnızca bir çeşit organizma ile beslenirken, diğerleri daha genel bir davranış sergiler ve çeşitli organizmalarla beslenirler. Örneğin, deniz saksağanı (*Haemotopus ostralagus*) yalnızca midyelerle beslenir. Bu kuşlar, midyenin kabuğunu açmak için onu defalarca gagalayarak kırarlar. Öte yandan, bazı kuşlar ise gagalarıyla kıramadıkları midyeleri, yükseklere çıkarıp oradan aşağıya bırakmak suretiyle kırar ve içlerini yerler. Genel beslenme davranışına sahip olan hayvanlar, tek bir çeşit besinle beslenenlere göre, elbette ki daha avantajlıdırlar.

Beslenme davranışlarının ayrıntılı şekilde çalışılması; genel beslenme tarzına sahip hayvanlar, gerçekte her tür besini yememektedir ve genellikle bunlar da aslında bir çeşit organizma ile beslenme eğilimindedir fakat diğer besin kaynaklarını görmezden gelmektedir. Eğer asıl besin kaynağı azalırsa, o zaman ikinci bir çeşit besin kaynağını da tercih ederler. Bu tür hayvanlar bir araştırma imajına ya da mental bir fikre sahip olmalıdır ki, ikinci besin kaynağını da seçmektedir. Bu mental fikir, hayvanın besin kaynakları üzerine odaklanmasına neden olacak ve beslenmesini değiştirerek kendine avantaj sağlayacaktır.

12.3.5. Savunma Davranışları

Grup halinde yaşayan hayvanlar genellikle belirli bir alanı, diğer hayvanlardan gelecek saldırılara karşı savunur. **Savunma davranışı,** belirli bir grup hayvanın yaşadığı alanın diğer bireylerce açıkça işgal edilmesi veya bu işgalin ilan edilmesi sırasında ortaya çıkar. Yaşadığı sahadaki tüneğinde öten kuş, bu ötüşü ile bir başka kuşun kendi sahasına yerleşmesini engellemeye çalışır. Eğer davetsiz misafir kalmakta ısrar ederse, ev sahibi kuş karşı saldırıya geçer. Ancak, ötme enerji harcamayı gerektiren bir davranıştır ve saldırı da yaralanmayla sonuçlanabilir.

Son 30 yıldan beri yapılan çalışmalar, savunmanın evriminin ekonomik faktörlerden yana işlediğini göstermektedir. Bir kara parçasının savunulmasında bir yandan enerji harcanırken, bir yandan da enerji kazanımı söz konusudur. Sinek kuşları (*Trochilus*) gibi nektar ile beslenen kuşlarda, çiçeklerin az olduğu durumlarda bölgelerini

savunmak önem kazanır, fakat az miktardaki çiçekten alınacak nektar savunma için harcanacak enerjiyi karşılamayabilir. Buna karşılık, çiçeklerin bol olduğu zamanlarda, sinek kuşları yaşadıkları bölgeyi savunmaksızın (enerji harcamaksızın) da günlük nektar gereksinimini karşılayabilir. Çiçeklerin orta düzeylerde var olduğu durumlarda, geniş bir bölgeyi dolaşıp enerji harcamak yerine kuş, kendi bulunduğu kısmı savunma davranışına tekrar döner.

12.3.6. Üreme Sistemleri ve Ebeveyn Koruması

Eş arama veya cezp etme, potansiyel eşleri seçme ve çiftleşme sırasında gözlenen rekabeti de içerir. Çiftleşme davranışı, doğal seleksiyonun özel bir formu olan **eşeysel seleksiyon** olarak da ifade edilir. Eşeysel seleksiyonun üreme başarısını nasıl artırdığı, türün çiftleşme sistemine bağlıdır.

Çiftleşme davranışları türler arasında büyük farklılıklar gösterir. Hayvanlar üreme sezonunda genellikle tek bir bireyle çiftleşir ve eşlerine uzun süreli bir bağlılık gösterirler. Ancak, birden fazla bireyle çiftleşen hayvanlar da bulunmaktadır. Buna bağlı olarak, çeşitli üreme stratejileri ortaya çıkar. Erkek bireyin yalnızca tek bir dişi ile çiftleşmesi **monogami**, bir eşeme ait bir bireyin karşı cinsten çok sayıda bireyle çiftleşmesi ise **poligami** olarak isimlendirilir. Poligam ilişkiler çoğunlukla tek bir erkek ve çok sayıda dişi bireyle ilgili olup **poligini** olarak ifade edilir; buna karşılık bir dişinin birden fazla erkek ile çiftleşmesi **poliandri** olarak isimlendirilir.

Kuğular gibi monogam türler arasında, erkek ve dişi bireyler morfolojik olarak bir birlerine oldukça benzer olup sadece dış karakterlerine bakarak hangisinin erkek, hangisinin dişi eşey olduğunu anlamak ya çok zordur ya da olanaksızdır. Poligin türler genellikle **dimorfiktir**; yani erkek ve dişiler arasında vücut büyüklüğü bakımından farklılık olabileceği gibi, her hangi bir özelliğin yalnızca bir eşeyde bulunması fakat diğerinde bulunmaması şeklinde de olabilir. Örneğin, **erkek geyiklerd**e bulunan gösterişli boynuzlar dişi geyiklerde yoktur. Benzer şekilde, **erkek tavus kuşu** büyük ve renk bakımından gösterişli bir kuyruğa sahip olup dişisinin önünde caka satarak yürürken, dişi tavus kuşu sönük renklidir. **Çulluklar** gibi poliandrik türler de dimorfiktir, fakat bunlarda, genellikle dişi bireyler daha süslü ve erkeklerden daha büyüktür.

Yavruların ve genç bireylerin beslenme ve korunması gibi gereksinimleri, çiftleşme sistemlerinin evriminde önemli bir faktör olmuştur. Örneğin, yumurtadan yeni çıkmış pek çok kuş yavrusu, kendilerini koruyamadıkları gibi bol miktarda ve sürekli besin gereksinimi duyar. Bütün bunları tek bir ebeveyn sağlayamayabilir. Bu durumda, erkek çok sayıda eşleşmeyi terk ederek sadece bir dişi ile çiftleşir ve doğacak az sayıdaki yavrunun hayatta kalmasını garanti eder. Bu, pek çok kuşun niçin monogam olduğunu açıklar. Buna karşılık, yumurtadan çıktıktan sonra kendi kendilerini besleyebilen ve koruyabilen **sülün** ve **bıldırcın** yavruları, ebeveynlerine daha az gereksinim duyarlar. Bu gibi türlerin erkekleri, çok sayıda dişi ile çiftleşerek üreme başarılarını maksimum seviyeye çıkarabilirler. Memeli hayvanlarda, yavrunun tek besin kaynağı anne sütüdür ve erkekler genellikle yavrunun yetiştirilmesiyle ilgilenmezler. Fakat **aslan** ve benzeri grup halinde yaşayan hayvanlarda, erkekler genç yavruların ve dişilerin korunmasını üstlenir.

Görüldüğü gibi, doğal seleksiyon erkek ve dişilerin üreme başarısını maksimum düzeye çıkaracak davranışların evriminden yana işlemektedir. Üstün nitelikli bir erkeğin tanınıp seçilmesiyle, yavrularının büyüme ve hayatta kalma şansı yükseltilmektedir.

12.3. HAYVANLARDA SOSYAL YAŞAM VE EVRİMİ

Canlılar dünyasında yalnızca insanların değil, böcekler, balıklar, aslanlar, balinalar ve şempanzeler gibi diğer organizmaların da sosyal gruplar oluşturdukları bir gerçektir. Bu gibi canlıların tek başlarına yaşamayı bırakıp niçin bir grubun üyeleri olduklarına ilişkin son zamanlardaki çalışmalar, grup halindeki yaşamanın avantajları ve dezavantajları üzerine yoğunlaşmış; özellikle, sosyal yaşamayı teşvik eden evrimsel sürece odaklanmıştır.

12.3.1. Sosyal Davranışın Biyolojik Temelleri

Sosyal davranışın biyolojik görünümü, bazı hayvanların yaşam şekline uygun karakteristik davranışlarını önceden belirleyen evrimin bir sonucudur. Aslında olay, kısmen genetik temelli olup evrimsel süreç tarafından belirlenmektedir. Bu nedenle, sosyal davranışlar adaptiftir. Doğal seleksiyonun, hayvanların belirli habitatlara adapte olmalarına olanak veren gen kombinasyonlarından yana işlemesiyle ortaya çıkmıştır. Hayvan topluluklarının sosyal davranışlarının

biyolojik temellerini araştıran bilim dalına **sosyobiyoloji** adı verilmektedir.

12.3.2. Grup Halinde Yaşama

Bir grubun üyeleri olarak yaşamak, bencilce bir davranış olarak görülebilir. Bir kuşun bir sürüye katılması, onun predatörlerinden daha kolay korunmasını sağlayabilir. Daha fazla birey tarafından çevrenin daha kolay gözlenmesine olanak vereceği için, sürünün büyüklüğü arttıkça predasyon riski azalacaktır. Sürünün diğer bireylerinden yeni ve zengin besin kaynaklarının yeri hakkında bilgi edilineceği için, bir sürünün üyesi olan birey kendi beslenme şansını da artıracaktır. Grup halinde yaşamanın sağladığı bu gibi avantajların yanında, dezavantajları da vardır. Örneğin, parazit organizmalar ve bulaşıcı hastalıklar grup içerisinde kolaylıkla yayılabilir. Böylece, grubun büyüklüğünün sağladığı avantajlar, kan emici parazit böceklerin vereceği zarar sonucu genç bireylerin kaybedilmesiyle dengelenir.

12.3.3. Altruizm

Altruizm, denizde boğulmak üzere olan bir insanı kurtarmak için suya atlamak gibi, kahramanca bir davranışı ifade eder. Altruizm yalnızca insana özgü olmayıp hayvanlar arasında da ekstrem örneklerine rastlanmaktadır. Birçok türde altruizm, işbirliğinin önemli bir göstergesidir. Örneğin, işçi arılar kısır olup abdomenlerinin sonunda yer alan ovipozitor (yumurta bırakma organı) iğne şekline dönüşmüştür. İşçi arılar bir taraftan kovanda tek bir kraliçe arının yetiştirilmesi için çalışırlarken bir taraftan da kovana yaklaşan ve istenmeyen davetsiz ziyaretçileri kovmaya çalışırlar. Şöyle ki, işçi arı bir omurgalı hayvanı soktuğu zaman, iğne soktuğu hayvanın derisinde kalmakta ve uçmaya çalıştığında bağırsakları vücutlarının dışına çıkmaktadır. Böylece, işçi arı davetsiz misafiri kovmaya çalışırken kendisi ölüme sürüklenmektedir.

Altruizmin diğer bir örneği, yüksek düzeyde sosyal gruplar oluşturan ve Afrika'nın kuzey ve kuzeydoğu bölgelerinde yeraltı odaları ve tünellerinde yaşayan çıplak köstebeklerde (*Heterocephalus glaber*) görülmektedir. Neredeyse tamamen kılsız ve hemen hemen kör olan bu kemirgenler, yaklaşık 75 ile 250 bireyden oluşmuş koloniler halinde yaşarlar. Her kolonide, üreme yeteneğinde olan yalnızca bir tane dişi (kraliçe) ve bu dişi ile çiftleşebilen sayıları 1–3 arasında

değişen erkek (kral) bulunur. Koloninin geriye kalan tüm dişi ve erkekleri üreme yeteneğinde olmayan bireylerdir; bunlar kraliçeyi, kralı ve yeni doğan yavruları korumak ve yeraltı kökleriyle beslemekten sorumludurlar. Koloninin bu kısır bireyleri, koloniye saldıran yılanlardan veya diğer predatörlerden koloniyi korumaya çalışırlarken, kendileri söz konusu predatörler tarafından kurban edilebilmektedirler.

Görüldüğü gibi altruizmde, üremeyen veya steril (kısır) olan bireylerin, fertil bireyler tarafından doğurulan yavruların beslenip büyütülmesinde ebeveynlere yardım etmesi söz konusudur.

Altruistik davranışın nasıl geliştiği konusunda farklı görüşler ileri sürülmektedir. Wynne-Edwards'a göre, belirli büyüklükteki arazi parçasını savunamayan erkek bireyler, populasyonun daha da büyümesini sınırlamak için kendi üremelerinden vazgeçmektedir. Sınırlı büyüklükteki bir arazide, eğer populasyondaki tüm erkekler üremeye katılırlarsa, populasyon aşırı derecede büyüyecek ve bu da sınırlı miktardaki besin kaynaklarının hızlı bir şekilde tükenmesine yol açacaktır; sonuç, tüm grubun ve hatta türün nesli ortadan kalkma tehlikesidir. Altruistik davranışın olası evrimsel açıklaması, karşılıklı ilişki ve şefkatliliktir.

12.3.3.1. Karşılıklı İlişki (Resiprositi)

R. Trivers, bireylerin ortaklık oluşturabildiklerini ve bu ortaklıkta altruistik ilişkilerin sürekli bir şekilde değiş-tokuş edildiğini ileri sürerek **resiprokal altruizm** kavramını geliştirmiştir. Trivers'in teorisi, altruistik ilişkide bulunan bireylerin akraba olmadıklarını; yani onların ortak genleri paylaşmadıklarını kabul eder. Örneğin, erkek babunlar arasındaki ilişkilerin araştırılması, erkek bir babunun çoğunlukla akrabası olmayan diğer bir erkeğin yardımını rica edercesine istediğini ve sonunda onların arasında sevimli bir arkadaşlık ilişkisinin kurulduğunu ortaya koymuştur. Bu tür altruistik ilişkide, eğer bir aldatma durumu sezilirse, yapılacak yardımlar kesilir. Trivers'e göre, karşılıklı yardımlarda aşırıya gidilmediği sürece hileye başvurulmaz.

12.3.3.2. Akrabalık (Kin) Seleksiyonu

Altruistik davranışla ilgili en etkili teori, 1964 yılında Sosyobiyolog W. D. Hamilton tarafından geliştirilmiştir. Hamilton'a göre, evrim bir gen

kombinasyonunun gelecek nesillere net akışını artıran her hangi bir stratejiden yana işleyebilir. Yakın genetiksel ilişkileri olan bireylere (akrabalara) yardımın direkt olarak yönlendirilmesiyle, altruistin kişisel uyumundaki azalma, akrabalarının üreme başarısının artmasıyla telafi edilir. Bunun evrimsel açıklaması, ebeveynler ve yavrular kadar, kardeşlerin de onların genlerinin yarısına sahip olmaları nedeniyle, seleksiyonun kardeşlerde yardım etmeden yana işlemiş olmasıdır. Bu, aynı zamanda, seleksiyonun yardım edilen bir ebeveynin daha fazla yavru meydana getirmesinden yana işlemiş olduğunu da ifade eder. Bu şekilde, altruizmin akrabalara yönlendirilmesiyle genlerin yayılmasından yana işleyen seleksiyon, **akrabalık (**kin**) seleksiyonu** olarak isimlendirilir.

12.4. BÖCEK TOPLULUKLARI

Gerçek anlamda sosyal yaşayan yaban arıları, bal arıları, karıncalar ve termitlerde doğal seleksiyon koloni üzerine etki eder. Bu durumda koloninin kendisi, evrim tarafından etkilenen birimdir. Her koloni fertil ve steril bireylerden meydana gelir. Örneğin, bir bal arısı kovanında, tek görevi yumurtlamak olan bir tane **kraliçe** ve onun binlerce yavrusu bulunur. Bu yavrular, genellikle fonksiyonel olmayan ovaryumlara sahip olan **dişi işçiler**'dir. Evrimsel süreçte, bu yavrular kendi kişisel üreme yeteneklerini kaybetmiş ve böylece annelerinin daha fazla kız kardeş yetiştirmesinde yardımcı görev üstlenmişlerdir. Dolayısıyla, dişi işçilerin kısır oluşu altruistik bir durumdur. Hamilton'un ifade ettiği gibi, bu durumun kökeninde akrabalık seleksiyonu yatmaktadır.

Bal arısı kovanında kraliçe, kendi dominantlığını/hâkimiyetini, **kraliçe substansı** denilen bir feromonu salgılamak suretiyle sürdürür. Bu madde diğer dişilerde ovaryum gelişimini baskılar ve onlar kısır dişi işçiler olarak gelişir. Kovan içerisinde erkek arılar yalnızca çiftleşmek için ve az sayıda meydana getirilir. Koloni çok fazla büyüdüğü zaman, bazı bireyler yeterli miktarda kraliçe substansını alamaz ve koloni **oğul verme** hazırlıklarına başlar. Bu sırada işçiler yeni kraliçe odacıklarını yapar ve bu odacıklarda yeni kraliçeler gelişmeye başlar. Yeni kraliçeler olgunlaşırken, yaşlı kraliçe garip sesler çıkararak kendi varlığını kabul ettirmeye çalışır. Buna karşılık, gelişen yeni kraliçelerden en erişkin olanı, boru sesini andıran bir sesle eski kraliçeye cevap verir. Bunun arkasından, keşfe çıkan bir işçi arı, yeni bir kovan yerini belirlemiş olarak geri döner; eski/yaşlı kraliçe yanına bir grup işçi arıyla bulunduğu kovandan ayrılıp yeni

kovanı bulur. Kovanda kalan yeni kraliçe, diğer kraliçe adaylarını öldürdükten sonra çiftleşmek üzere uçuşa çıkar ve çiftleştikten sonra geri dönerek kovanın yönetimini üzerine alır.

İlginç bir sosyal yaşamı olan diğer bir böcek türü, **yaprak kesen karıncalardır**. Bu karıncalar milyonlarca bireyden oluşan koloniler halinde yaşar. Toprak yığınına benzeyen yuvaları, toprağın altında yüzlerce metrekarelik alanı kapsayan ve çok sayıda galeriden oluşan yeraltı şehirleri gibidir. Yuvanın yüzlerce girişi ve yerin içerisine doğru uzanan 3-4 metre derinliğinde odaları bulunmaktadır. Yaprak kesen karıncaların günlük kat ettikleri yol, yuvanın dışarısındaki bir çalıya ya da bir ağaca kadardır. Onlar, ağaçların yapraklarını keserek küçük parçalara böler ve bu parçaları yuvaya taşırlar. Yuvadaki küçük **işçi karıncalar,** getirilen yaprak parçalarını çiğneyerek daha küçük parçalar haline getirirler ve yuvanın tabanına sererler. Böylece, bereketli bir fungus bahçesini hazırlamış olurlar. Bir süre sonra, bahçede çimlenen funguslarla beslemek üzere, **bakıcı karıncalar** larvaları buraya taşırlar. Kolonideki iş bölümü dikkate alındığında, bunlara **çiftçi karıncalar** adının verilmesi hiç de yanlış olmaz.

12.5. OMURGALI TOPLULUKLARI

Böcek topluluklarına kıyasla, omurgalı toplulukları daha katı bir organizasyona sahiptir. Grup üyeleri arasında paylaşılan gen sayısının daha az olması nedeniyle, omurgalı toplulukları arasında daha düşük dereceli bir altuizm görülür. Ancak, birçok kompleks omurgalı grubunda, hem akarabalık ve hem de resiprokal altruizm görülmektedir. Omurgalı topluluklarının özellikleri **kooperatif çoğalma, tehlikeyi haber verme** ve **çiftleşme sistemi ekolojisi** gösteren türlerde daha ayrıntılı bir şekilde çalışılmıştır.

12.5.1. Kooperatif Çoğalma

Benekli yalıçapkını ve fundalık kargası gibi bazı kuş türlerinde kooperatif çoğalma/üreme sistemleri gelişmiştir. Fundalık kargası çiftinin yaşadığı ortamda başka kuşlar da bulunur; sahadaki bu başka kuşlar çiftin yuva yapmasına, yavruların beslenmesine ve bulundukları sahayı savunmalarına yardımcı olur. Yardımcıların hepsi üreme yeteneğinde olmalarına rağmen, bir süre için kendi üremelerini durdururlar. Yardımcılarla birlikte yapılan yuvada, yardımsız yapılan yuvalara kıyasla daha fazla yavru bulunur. Yardımcılar, genellikle, çiftin yavruları tüyleninceye kadar

yardımlarını sürdürür. Kuşlarda bu tip kooperatif çoğalmanın evrimi, **inklusif** (kapsamlı) **uyum** kavramı ile açıklanmaktadır. İnklusif uyum, gerek kişisel ve gerekse akrabaların üremesine yardım etmek suretiyle yayılan genlerin toplamımı ifade eder.

12.5.2. Tehlikeyi haber verme

Bu bölümün daha önceki kısımlarında anlatıldığı gibi, bazı memeli gruplarında, predatörlere karşı alarm verme sistemi gelişmiştir. Örneğin, Firavun fareleri (*Herpestes*), yaşadıkları sahada güneşin en parlak olduğu saatlerde avlanmaya çıkar ki, bu durumda predatörlerinin saldırısına uğrama riski daha yüksektir. Bu riski azaltmak için; grubun içinden birkaç birey avlanma sahasında yüksekçe bir yere çıkar, arka ayakları üzerinde dikilir ve tıpkı nöbetçi bir asker gibi etrafı gözetler. Bu nöbet sırasında, eğer herhangi bir predatörü görürse, yüksek sesle bir çığlık atarak/ bir anlamda **alarm vererek** avlanmakta olan grubun diğer tüm üyelerine tehlikeyi haber verir. Alarmı duyan grubun diğer tüm üyeleri saklanır fakat nöbetçilerin kendileri saklanmaya fırsat bulamadan genellikle predatöre av olurlar. Açıkçası, nöbetçiler grubun büyük çoğunluğunu kurtarırken kendileri kurban olmaktadırlar. Bu tür davranışları açıklanmasında, evrimciler gerçekten zorlanmaktadırlar. Acaba böyle bir alarm sisteminden kimler yarar sağlamaktadır?

Bu sorunun cevabı, yer sincabının alarm verme davranışlarını arazide yıllarca izleyen P. Sherman tarafından verilmiştir. Yer sincabı kolonisinin sosyal birliği dişiye dayanır; grup bir dişiyi, onun dişi yavrularını, dişi kardeşlerini ve dişi yeğenlerini kapsar. Kolonideki erkek bireyler, genetik açıdan bu dişiler ile akraba değillerdir.

Sherman, kolonideki bütün sincaplarının vücutlarını bir çeşit saç boyası ile farklı modellerde boyamak suretiyle işaretlemiş ve hangi bireylerin hangi koşullarda alarm verdiğini kaydetmiştir. Çalışma sırasında; yakın akrabaları ile yaşayan dişilerin yakın akraba olmayanlara göre daha fazla alarm verdikleri saptanmıştır. Erkek bireylerin ise, çok az sayıda alarm verdiği gözlenmiştir. Bu çalışmadan çıkarılan sonuç, alarmın sayesinde akrabaların predatörlerinden korunmuş olmasıdır.

12.5.3. Çiftleşme Sistemleri Ekolojisi

Böcek topluluklarında olduğu gibi, omurgalı toplulukları da kendilerine özgü bir organizasyona sahiptir. Sosyobiyologlar, bir grubun organizasyon biçiminin türün ekolojisi ile ilişkili olduğunu ifade etmektedirler. Belirli bir sosyal organizasyonun evrimini etkileyen çevresel faktörler, genellikle besin tipi ve predasyondur.

Afrika dokumacı kuşları (*Plocedae*), bu konuda tipik bir örnek oluşturmaktadır. Çok incelikli bir yuva yapma şekline sahip bu kuşların bir grubu, yuvalarını orman içerisindeki ıssız yerlere yapar ve böylece yuvayı kamufle etmiş olur. Bunların erkek ve dişileri birbirlerine benzer olup monogamdırlar. Yavrularını yuvaya taşıdıkları böceklerle beslerler. Ormanda böceklerin bulunmasının zor olması nedeniyle, yavruların beslenmesinde her iki ebeveynin işbirliği yapmaları zorunludur. Bu gruptaki kuşların sönük renkli tüylerinin bulunması ve yuvalarını kamufle etmiş olmaları, predatörleri tarafından fark edilmelerini zorlaştırdığı için birer avantajdır.

Dokumacı kuşların diğer bir grubu ise, yuvalarını savanlardaki ağaçlar üzerine yaparlar. Bu grubun üyeleri sürü halinde yaşar, tohumlarla beslenir ve poligindirler. Üzerine yuva yapılan ağaçların dikenli olması, genç yavruların korunmasında kısmi bir avantaj sağlar. Savanlarda tohumların bol olması nedeniyle, dişiler erkeklerin yardımı olmadan da yavrularını besleyebilir. Yavrularını beslemekten muaf olan erkek, zamanını, aynı sahada yuva yapan diğer dişilerle çiftleşmek isteyen erkeklerle mücadele etmekle geçirir. Poligin çiftleşme sistemi tercih edildiği ve parlak renkli tüylere sahip erkeklerin dişiler tarafından seçilmesi, erkek bireylerin evrim sürecine maruz kalmalarına sebep olur.

Özetle, omurgalılardaki sosyal davranış akrabalık seleksiyonu altruizmiyle karakterize edilir. Altruistik davranış kuşlarda kooperatif beslenmeyle, memelilerde ise alarm vermeyle ilişkilidir. Omurgalı topluluklarının organizasyonu, ekolojik koşullara karşı bir **adaptif tepkiyi** temsil eder.

12.6. İNSAN SOSYOBİYOLOJİSİ

Sosyobiyloji, karşılaştırmalı bir bilim olup farklı türlerin sosyal davranışlarının kökenini araştırır. Böcek ve omurgalı topluluklarıyla ilgili olarak yukarıda anlatılanlardan anlaşıldığı üzere; bal arıları, kuşlar ve memelilerdeki altruizm aynı akrabalık seleksiyonu kavramı ile açıklanmaktadır. Hemen hemen bütün biyologlar, sosyal

davranışın biyolojik bir temele dayandığı ve onun birleştirici bir teoriyle, açıkçası evrim teorisiyle, açıklanabileceği konusunda görüş birliği içerisindedirler. Burada temel soru, insan davranışlarının da Darwinci kavramlarla açıklanıp açıklanamayacağıdır?

İnsan, diğer hayvanların sosyal davranışlarını düşünebilen **zekâya** sahip tek türdür. Zeka ve kompleks konuları öğrenme yeteneği, yalnızca insana özgü karakterlerdir. İnsan davranışlarını inceleyen bir ethologun akrabalık seleksiyonu altruizmini, resiprotiyi, diğer ayrıntılı sosyal ilişkileri, **parental endişeyi,** ebeveynler ile çocuklar arasındaki çekişmeleri, şiddeti ve savaşı dikkate almak zorundadır. Ayrıca, etholog monogami, poligini ve polandri gibi çeşitli evlenme sistemlerinin yanında, zina ve homoseksüellik gibi farklı eşeysel davranışlarla ve hatta evrimsel yoruma meydan okuma anlamına gelen **evlat edinme** gibi olaylarla da karşılaşacaktır. Üstelik bu inanılmaz çeşitlilikteki davranışların hepsi aynı türde (*Homo sapiens*) görülmekte fakat bireyden bireye değişmektedir.

İnsan evrimi ve uygarlığın ortaya çıkış süreçlerinde gerçekleşen iki olay adaptif değişime öncülük etmiştir. Bu olaylardan biri **biyolojik evrim**, diğeri **kültürel evrim**'dir.

Biyolojik evrim sürecine bakıldığında; insan ile en yakın biyolojik akrabası olan şempanzenin önemli miktarda aynı genetik materyali paylaşmaları, insanın **primat mirasına** sahip olduğunu gösterir. İnsanın dik pozisyonda durması, bipedal yürüyüşü, gücü ve ellerinin bir nesneyi tutma biçimi adaptasyonel özellikler olup bu özelliklerin kökenleri diğer primatlar içerisinde de izlenmektedir. Resiprokal altruizm ve akrabalık seleksiyonu, insan dışındaki diğer primatlar arsında da vardır. İnsan dışındaki primatlar üzerine yapılan dikkatli çalışmalar, **bu tür sosyal ilişkilerin adaptif** olduğunu ortaya koymuştur. Araştırmacılar, çeşitli kanıtlara dayanarak benzer özelliklerin ilk insanlarda da gelişmiş olduğunu düşünmektedir. Eğer belirli davranış şekillerini gösteren bireyler, alternatif davranışlar gösteren diğer bireylere kıyasla bir üreme avantajına sahip idiyseler ve bu sosyal özellikler genetik bir temele dayanıyor idiyse; o zaman, bu özelliklerin ortaya çıkmasından sorumlu olan alellerin günümüz insan genomu içerisinde bulunduğunu ve insan davranışlarını etkilediğini söylemek son derecede doğal olmalıdır.

Adaptif değişime ve uygarlaşmaya etkili olan ikinci olay **kültürel evrim**'dir. Kültürel evrim, hayatta kalmak için gerekli olan enformasyonun nesiller boyunca aktarılması olup genetiksel olmayan adaptasyon şeklini ifade eder. Alet kullanma, kooperatif (ortaklaşa)

avlanma gruplarının oluşumu, barınma yerlerinin yapımı, evlilik uygulaması gibi insana özgü birçok adaptasyon, Mendelci kalıtım kurallarına uymaz ve gelecek nesillere **gelenekler** ile aktarılır. İnsan davranışlarının kökeni ile ilgilenen bir antropolog için kültür, adaptasyonların nesiller arasında, aynen bir alelin aktarılmasına benzer şekilde taşınmasıdır. Farklı insan topluluklarının kültürleri, birbirlerinden olağan üstü farklılıklar gösterir ve bu durum **kültürel varyasyon** olarak isimlendirilir. Örneğin, çocukların toplum kurallarına göre yetiştirilmesi açısından Pigmeler ile Yanomamo Kızılderilileri arasında son derece büyük farklılıklar vardır. Yine, farklı toplumlarda/farklı kültürlerde değişik evlenme sistemleri görülmekte fakat bütün kültürlerde en yaygın sistem **poligini** (bir erkeğin birden fazla kadınla evlenmesi)'dir. Pek çok memeli türü poligindir; insanın poligin eğiliminde olması da, memeli evriminden miras kalmış bir özellik gibi görünmektedir. Gülümseme ve selamlaşırken elin yukarı doğru kaldırılması gibi sözlü olmayan iletişim modelleri, birçok kültürde ortaktır. Beklide bütün bu davranışlar, **iletişim evrimi'**nin genel bir mirasıdır.

Ancak, insan davranışının hem doğuştan gelen ve hem de sonradan öğrenilen faktörler tarafından şekillendirilmesi; ayrıca, sanat, müzik ve inanç aktivitelerinin kültür tarafından etkilenmesi ve bunların birer adaptaston gibi çalışılmasının kolay olmaması, insan davranışlarının Darwin teorisiyle açıklanmasını oldukça zorlaştırmaktadır.

KAYNAKLAR

BAHÇECİ, Z., **Evrim** (2000) Öğrenci Kitabevi Yayınları, 1. Baskı, Kırşehir.

BAHÇECİ, Z., **Yer Bilimi** (2007) (Göktuğ Basın Yayın Dağıtım ve Pazarlama, Amasya.

BAHÇECİ, Z., **Moleküler Biyoloji** (2007) 3. Baskı, Göktuğ Basın Yayın Dağıtım ve Pazarlama, Amasya.

BAHÇECİ, Z., **Genetik** (2010) Öğrenci Kitabevi Yayınları, 3. Baskı, Kırşehir.

BOZCUK, A. N., **Genetik** (2005) Palme Yayıncılık, 2. Baskı, Ankara.

CAMPBELL, N. A. and REECE, J. B., **Biology** (2005) Seventh Edition, Benjamin Cummings Inc. Boston.

DEMİRSOY, A., (1988) **Kalıtım ve Evrim,** 3. Baskı, Meteksan Yayınları, Ankara.

ELSETH, D. G., and BAUMGARDNER, K. D.,(1995) **Principles of Modern Genetics,** West Publishing Company, Mineapolis.

FREEMAN, S., ve HERRON, J. C., **Evrimsel Analiz** (2002) (Çeviri Editörleri: Çıplak, H. H. Başıbüyük, S. Karaytuğ ve İ. Gündüz), Palme Yayıncılık, Ankara.

FUTUYMA, D. J., **Evolution** (2005) Sinauer Associates, Inc. Massachusets.

GOULD, J. L., and KEETON., W. T., **Biological Science** (1996) Sixth Edition, W. W. Northon Company, New York.

HARTLE, D. L., and JONES, E. W., **Genetics** (1998). Fourth Edition, Jones and Barttlet Publishers, Massachusets.

RAVEN, P. H., and JOHNSON. G. B., **Understanding Biology** (1995) Tihrd Edition. Wm. C. Brown Publishers, Inc. Dubuque.

İnternet Kaynakları

(Aşağıdaki şekillerin hepsi internetten 2011 yılında alınmıştır.)

Şekil2-1 http://evrimianlamak.org/evrimwiki/images/0/4/Evrim101_38_1.gif

Şekil 2–3. http;//evrimianlamak.org/evrimwiki/images 9/96/evrim 101–39-2.gif

Şekil 2–5. http;//evrimianlamak.org/evrimwiki/images/3/3c/ evrim 101– 39-4.gif

Şekil 3–1. http;//forumalev. net/çiçek

Şekil 4–4. http: //en./wikipedia.org/wiki/

Şekil 4–5. http: //en./wikipedia.org/wiki/File;Humingbird-in-99p–7.jpg

Şekil 4–6. Kelebek ve çiçek belgeseli

Şekil 4–7. http;//evrimianlamak org./e/Dosya:evrim101–26–1-jpg

Şekil 4–8. http:// evrimianlamak org./evrimwiki/images/e/eb/evrim101– 31-1-jpg

Şekil 4–9a. http:/en.wikipedia. org/wiki/File:Biston betularia.7220-jpg

Şekil 4-9b. http:/en.wikipedia. org/wiki/File:Biston betularia.f.carbonaria7209-jpg

Şekil 4–11. http:// evrimianlamak.org/e/Dosya:Evrim101_26_3.jpg

EVRİM

Evrim, kelime anlamı olarak gelişimi, değişimi ve farklılaşmayı ifade eder. Kıtasal/tektonik hareketler, volkanik etkinlikler ve klimatik faktörlerin etkisiyle yerküre sürekli bir değişim geçirdiği gibi; başta mutasyonlar olmak üzere, bu kitabın kapsamında her biri ayrıntılı şekilde incelenmiş çok sayıdaki biyolojik etken de yerküre üzerinde yaşayan canlıların sürekli bir değişim geçirmelerine neden olmaktadır.

Gerek yerkürenin ve gerekse canlıların değişiminin çok yavaş ilerlemesi (milyonlarca/milyarca yıl sürmesi), buna karşın insan ömrünün çok kısa olması, bizim bu çeşit değişim olaylarını, doğrudan doğruya gözlememizi olanaksız kılmaktadır. Hatta değişen yeryüzü koşullarına, önceden bazı özellikleri/yapıları değişerek uyum sağlayabilmiş canlılar hayatta kalıp nesillerini devam ettirdikleri ve bizim sadece bunları görebilmemiz nedeniyle, doğanın ve canlıların değişmeden sabit kaldığı sanılır. Fakat bu bir yanılgıdır.




ISBN 605170055-2
9 786051 700557



www.korsanfotokopi.org

ANI YAYINCILIK
www.aniyayincilik.com.tr
aniyayincilik@aniyayincilik.com.tr

Kızılırmak Sok. No:10/A
Bakanlıklar / ANKARA



Tel: 0.312 425 81 50 pbx
Faks: 0.312 425 81 11